

**UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES D'AIX-MARSEILLE
(AIX-MARSEILLE III)**

N° attribué par la bibliothèque

TITRE :

Incidence d'une réduction de l'éclairement sur les ajustements de puits, la répartition des assimilats carbonés et sur les composantes du rendement et la qualité des fibres de coton à l'échelle de l'organe reproducteur du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.)

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE

Discipline : Biologie de l'environnement

Présentée et soutenue publiquement par

Julie Dusserre

Le 25 juin 2001

JURY

M. Claude Varlet-Grancher	Directeur de recherche INRA-Lusignan	Rapporteur
M. François-Alain Daudet	Directeur de recherche INRA-Clermond-F.	Rapporteur
M. Yves Crozat	Professeur ESA	Directeur de thèse
M. Franck Warembourg	Directeur de recherche CNRS-CEFE	Examineur
M. Michael Dingkuhn	Directeur de recherche CIRAD-AMIS	Examineur
M. Maurice Roux	Professeur Université Aix-Marseille III	Examineur

ANNEE : 2001

Incidence d'une réduction de l'éclairement sur les ajustements de puits, la répartition des assimilats carbonés et sur les composantes du rendement et la qualité des fibres de coton à l'échelle de l'organe reproducteur du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.)

RESUME en français

Cette étude cherche à analyser les effets d'un ombrage sur le rendement et la qualité des fibres, en mettant en évidence les interactions entre puits reproductifs. Des cotonniers simplifiés, ne présentant qu'une seule série d'apparition successive d'organes reproducteurs, du cultivar DES 119 ont été cultivés au champ en Thaïlande et en conditions contrôlées. En parallèle, une expérimentation de répartition du ^{14}C après 11h d'exposition à du CO_2 marqué, a été réalisée. Un indice de compétition apparente pour les assimilats (ICA) a été calculé en divisant la charge en capsules par le taux de croissance de la plante.

A l'échelle de l'organe reproducteur, l'ombrage va influencer sur les composants d'une cascade de processus incluant la rétention de l'organe, la croissance en masse sèche des carpelles (qui peuvent éventuellement représenter une réserve pour la croissance du coton-graine), les composantes du rendement en fibres : le nombre de graines, la masse de coton-graine par graine et la fraction de fibres par coton-graine, et la qualité des fibres (degré d'épaississement des parois secondaires des fibres). Chacun de ces composants est sensible à la disponibilité en ressource durant des périodes particulières mises en évidence. La compétition ne joue pas exclusivement sur les paramètres quantitatifs mais aussi sur les durées de développement, comme le taux d'apparition des organes fructifères et la durée individuelle de leur développement.

Une restriction en assimilats durant le développement reproducteur n'induit pas de différence de répartition entre parties végétative et reproductrice, ni entre organes reproducteurs. La demande d'un organe reproducteur est fonction de son âge et de son nombre de graines. Au sein de la capsule, sous ombrage, l'allocation aux carpelles durant leur croissance peut être réduite au bénéfice du coton-graine.

Des perspectives d'utilisation des résultats sont données concernant la modélisation, et l'utilisation d'outil de diagnostic des contraintes.

DISCIPLINE

Biologie de l'environnement
Spécialité : Ecophysiologie

MOTS-CLES

Gossypium hirsutum L., compétition trophique, répartition des assimilats, ombrage, composantes du rendement, qualité des fibres.

INTITULE ET ADRESSE DU CENTRE DE RECHERCHE

CIRAD (centre de coopération international en recherche agronomique pour le développement), département AMIS, programme Agronomie, laboratoire Ecotrop
TA 40/01, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier Cedex 5, France

TITRE en anglais

Effects of light reduction on sink capacity, assimilate partitioning and fibre yield components and quality at boll level in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)

RESUME en anglais

This study sought to analyse effects of a shade treatment on cotton fibre production and quality, with emphasis on interactions among reproductive sinks. Pruned plants, with a single serie of successively appearing inflorescences, of the cultivar DES 119 were cultivated in field in Thailand and controlled environments. In a parallel experiment with similar treatments, the distribution of ^{14}C activity after 11 h exposure to labelled CO_2 was investigated. An index of apparent competition for assimilates was calculated by dividing boll load by plant growth rate.

Within the boll, shading affected all components of a cascade of development processes, including boll retention, carpel growth (which may actually represent a reserve for future seed-cotton growth), fibre yield components: seed number, seed-cotton dry weight and dry weight partitioning between seed and fibre, and fiber quality (cell wall thickening). Each of these processes is sensitive to resources during a particular period. In addition to these quantitative components, two temporal ones were also identified, rate of appearance of new inflorescences and boll duration.

Reducing assimilate supply during reproductive development did neither change distribution of assimilated C^{14} between vegetative and reproductive structures, nor between bolls. The boll's demand was determined according to its age and its seed number. Inside the boll, under darkened conditions, distribution at the carpels was reduced during theirs development, benefiting seed-cotton growth.

On the basis of results, perspectives were proposed concerning simulation model, and diagnosis tool of the resource restriction.

KEYWORDS

Gossypium hirsutum L., competition among sink, assimilate partitioning, light resources, yield elaboration, fibre quality.

Sommaire

Introduction générale	1
------------------------------------	---

Synthèse bibliographique : Elaboration du rendement et de la qualité des fibres en relation avec la mise en place des organes reproducteurs et leur développement

I- Formation des fibres en relation avec le développement de l'organe reproducteur...	6
I-1- Structure de l'organe reproducteur : la capsule et ses composants.....	6
I-2- Les phases de développement.....	6
I-3- Taux de croissance de la capsule et de ses composants.....	12
II- Facteurs de variation.....	14
II-1- Facteurs internes.....	14
II-2- Variations au sein de la plante.....	16
II-3- Facteurs externes.....	17
II-4- Interférences de la métrologie : Choix de critères de qualité et d'une méthode de mesure.....	19
III- Régulation trophique et règles de répartition.....	23
III-1- Relations sources – puits.....	23
III-2- Transferts d'assimilats au sein de la plante.....	23
III-3- Abscission et re-mobilisation.....	24
III-4- Compétition et répartition.....	25

Hypothèses de base – Démarche	27
--	----

Chapitre I : Comportement des plantes au champ (Thaïlande 1998) : Validation des traitements

Objectifs	30
Matériel et méthodes	30
Résultats et discussion	32
I-1- Comportement des plantes avec ou sans élagage.....	32
I-2- Comportement des plantes avec ou sans ombrage.....	34
I-2-1- Croissance.....	34
I-2-2- Phénologie.....	34
I-2-3- Abscission.....	34
I-2-4- Rendement.....	38
I-2-5- Qualité des fibres.....	38
Conclusion	41

Chapitre II : Comportement des plantes élaguées en milieu contrôlé (Phytotron 1999-2000) : Elaboration du rendement et de la qualité des fibres

Objectifs	43
Matériel et méthodes	43
Résultats et discussion	47
II-1- Observations à l'échelle de la plante.....	47
II-1-1- Croissance et répartition des assimilats- ¹⁴ C.....	47
II-1-2- Phénologie.....	51
II-1-3- Abscission.....	55
II-1-4- Incidence d'un indice de compétition apparente.....	55
Conclusion	57

II-2- Observations à l'échelle de la capsule.....	59
II-2-1- Répartition des assimilats et dynamique de masse.....	59
Conclusion	69
II-2-2- Phases de sensibilité à l'ombrage des composantes du rendement et des paramètres de qualité.....	71
Conclusion	81
Chapitre III : Discussion générale – Conclusion	
III-1- Synthèse des résultats et critiques de l'approche.....	82
III-2- Perspectives.....	85
III-2-1- Outil de diagnostic des contraintes : analyse en rétrospective des composantes du rendement	85
III-2-2- Généralisation de l'utilisation d'un indice de compétition	86
III-2-3- Modélisation : synthèse des connaissances	89
Références bibliographiques	92
Annexes	

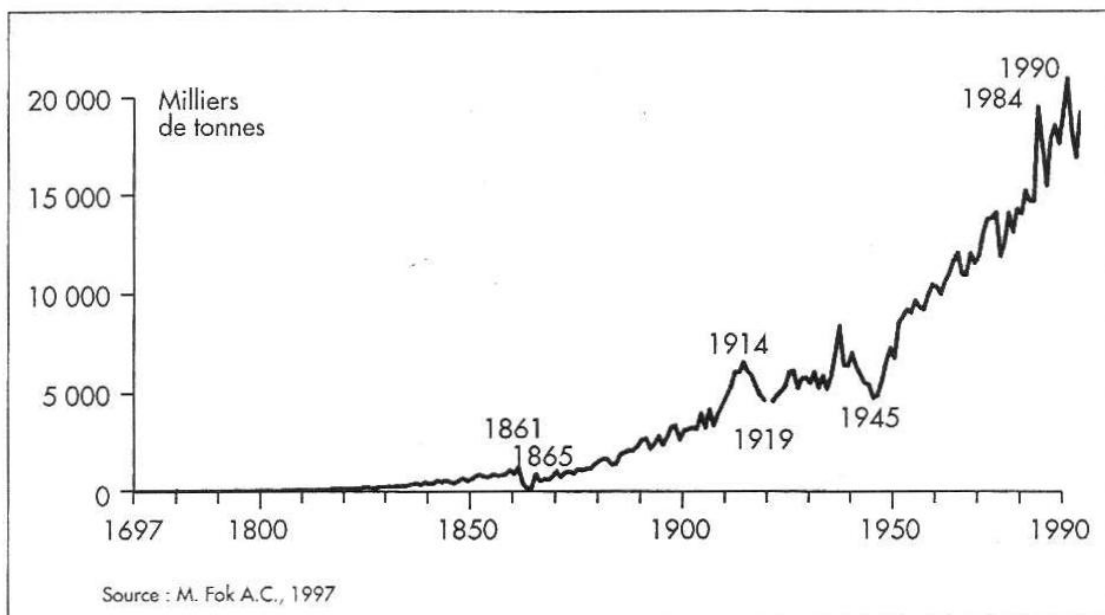


Figure 1 : Evolution de la production mondiale de coton fibre depuis le XVIII^e siècle (Fok & Raymond, 1999)

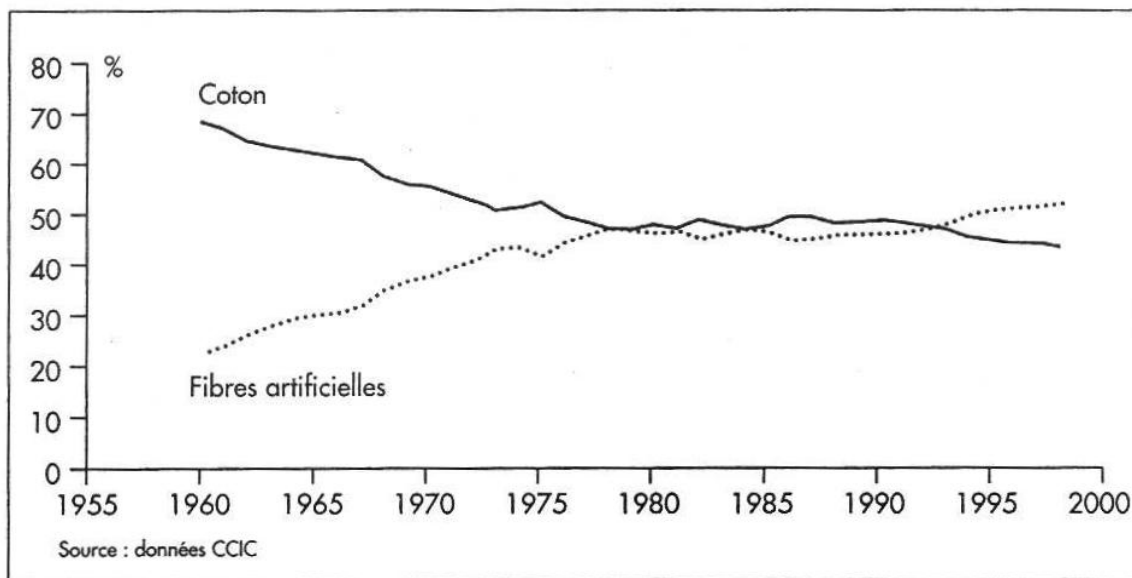


Figure 2 : Evolution de la part (%) du coton et des fibres artificielles en industrie textile (Fok & Raymond, 1999)

Introduction générale

Contexte

Le cotonnier se classe en tant que 5^e culture mondiale en importance économique. Ces dernières années, la production mondiale de fibre de coton oscillait autour de 19,5 millions de tonnes (**figure 1**). Actuellement, les Etats-Unis restent toujours le premier exportateur même si leur part relative a beaucoup baissé au cours des dernières décennies. Le coton jouant un rôle économique important dans le développement des pays du Sud, les pays producteurs doivent, pour rester présents, être plus compétitifs, tant par les coûts que par la qualité.

La qualité de la fibre s'apprécie par sa longueur et des critères technologiques de maturité qui dépendent du degré d'épaississement de sa paroi en cellulose.

Les exigences de qualité technologique du marché mondial des fibres textiles sont croissantes afin de répondre aux cadences élevées dus à l'automatisation des filatures industrielles.

Les critères de qualité qui entrent dans le calcul du prix de la fibre vont porter non seulement sur la moyenne des paramètres mais également sur leur distribution (uniformité). Ainsi de nouvelles techniques de mesure de la qualité ont été développées, permettant la caractérisation des lots au niveau de la balle de coton (200-250 kg). Ce matériel (chaîne d'analyse HVI) est largement répandu chez les producteurs des pays industrialisés et sert de référence pour les échanges commerciaux mondiaux.

Les fibres de coton sont actuellement peu compétitives économiquement sur le marché des fibres textiles. La variabilité des caractéristiques de qualité et leur prix les pénalisent face aux fibres synthétiques (**figure 2**).

La compréhension des mécanismes mettant en jeu la qualité n'en sont ainsi que plus important dans l'optique de son amélioration. Les enjeux pour la recherche sont d'élaborer des outils prévisionnels du rendement et de la qualité.

Problématique scientifique et technique :

Une forte variabilité de la qualité du coton appréhendée à différents niveaux

De la famille des Malvacées, le cotonnier appartient au genre *Gossypium* (L.), ce genre regroupe plus de 50 espèces représentant une importante diversité biologique. Les cotonniers cultivés appartiennent à quatre espèces, caractérisées par la présence sur les graines de poils cellulotiques : le coton. Les espèces *G. herbaceum*, et *G. arboreum* donnent le coton dit indien à fibres épaisses et courtes, *G. barbadense* les fibres longues et fines et *G. hirsutum* à fibres intermédiaires fournit près de 95 % de la production mondiale (Parry, 1982).

En raison de son grand intérêt industriel et économique, le cotonnier est caractérisé aujourd'hui par un très grand nombre de variétés sélectionnées pour s'adapter à une grande diversité de climats et de techniques culturales.

La qualité de la fibre d'un génotype spécifique de cotonnier est le résultat de propriétés de forme (longueur, diamètre) et de maturité (remplissage en cellulose) des fibres qui sont en grande partie sous dépendance génétique. Mais l'expression de ces propriétés va dépendre d'interactions complexes entre les caractères génétiques de la plante et les conditions culturales et environnementales telles que la disponibilité en eau ou en fertilisants, les variations saisonnières de températures, durée de jour et radiation (Bradow & Davidonis, 2000).

La plupart des espèces du genre *Gossypium*, y compris les espèces cultivées, et semées annuellement, sont des arbustes pérennes à croissance indéterminée. Durant une partie importante du cycle les phases de développement végétatif et reproducteur se déroulent simultanément. Les organes reproducteurs ou capsules sont mis en place successivement dans la plante. Ainsi les conditions de croissance des organes reproducteurs vont varier en fonction de leur date d'apparition et de leur position au sein de la plante.

Le développement des méthodes de mesure de la qualité permet maintenant d'analyser de petits échantillons de coton. Depuis 1994, la technologie AFIS (Advanced Fiber Information System, Zellweger Uster Inc. Knoxville, USA) permet de porter l'analyse de la variabilité de la qualité à l'échelle de la capsule sur de nombreux échantillons. Il a pu ainsi être montré l'existence de la variabilité de la qualité au sein de la plante en fonction de la position des organes reproducteurs (Bradow *et al.*, 1997), et mis en évidence l'importance de la variabilité interne à l'échelle de la capsule (Clouvel *et al.*, 1997 ; 1998 ; Judais, 1997).

Dans les transactions commerciales, la qualité est caractérisée sur une balle de coton par des critères moyens. Cette balle de coton est composée du rassemblement de fibres de diverses provenances et englobant donc les différents niveaux de variabilité. La présence de coton immature, même en faible pourcentage contribue à des défauts et des problèmes de transformations

La qualité : une composante non prise en compte dans les modèles de simulation du fonctionnement de la plante et des cultures

Une importante base de données a été établie sur les effets des conditions environnementales et culturelles sur différents aspects de la croissance et du développement du cotonnier. Ainsi de nombreuses études ont tenté d'intégrer ces connaissances sur différents processus dans des modèles de simulation du fonctionnement de la plante entière ou de la culture. Plus de 15 modèles «cotonnier» ont été développés et publiés. Parmi lesquels SIMCOT le premier de ces modèles, qui était déjà un modèle de répartition des assimilats. Il servit de base à d'autres modèles, comme COTSIM (Gutierrez *et al.*, 1975), et GOSSYM (Baker *et al.*, 1983), dont la forme la plus évoluée est actuellement COTONS (Jallas, 1998) ; mais également KUTUN (Mutsaers, 1984), COTTAM (Jackson & Arkins, 1982 ; Jackson *et al.*, 1988), OZCOT (Hearn, 1994).

Certains de ces modèles ont été utilisés pour optimiser les pratiques culturales, comme le système d'aide à la décision COMAX/GOSSYM (McKinion *et al.*, 1989).

Ces modèles, toutefois, sont déficients en simulation des propriétés de la fibre. Certains estiment un rendement de fibres à partir de la température vécue par la capsule en se basant sur les travaux déjà anciens de Hesketh & Low (1968), comme COTTAM, ou en tenant compte, de plus, de la masse des capsules individuelles comme GOSSYM ou OZCOT. Récemment, afin de fournir les paramètres nécessaires pour construire des modèles simulant les propriétés des fibres, Reddy *et al.*, (1999) ont étudié les relations entre la température et la croissance de la capsule, et les propriétés des fibres.

Seuls, Sequeira *et al.*, (1994) ont modifié COTSIM en incluant l'architecture de la plante, pour introduire l'effet nœud et position sur les paramètres de qualité : la longueur et maturité se réduisent le long de la tige principale et des positions sur une branche fructifère avec la progression de la saison.

Echelle de travail privilégiée : l'organe reproducteur

A l'échelle de l'organe reproducteur, une importante variabilité des caractéristiques des fibres est déjà présente. L'organe reproducteur, de l'apparition du bouton floral jusqu'à l'ouverture de la capsule, peut être considéré comme une unité morphologique en croissance.

Au sein de celle-ci, interagissent les phénomènes de croissance et développement des carpelles, graines et fibres.

Il a été montré que la croissance d'un organe reproducteur était influencée par la compétition avec les autres organes présents sur la plante (Krieg & Sung, 1986 ; Stewart, 1986). Sa rétention est également dépendante de la charge en fruits déjà en place (Guinn 1998 ; Jenkins et al., 1990b).

Jusqu'à présent les études sur la compréhension de l'élaboration de la qualité étaient réalisées selon des approches essentiellement corrélatives reliant globalement des paramètres environnementaux tels que la température, le rayonnement sur une période, et la qualité moyenne d'un lot de capsules. Actuellement, les facteurs impliqués dans la variabilité de l'expression de la qualité sont identifiés par leurs effets sur les composantes en cours d'élaboration dans la population de capsules.

L'épaississement de la paroi de la fibre est dû aux dépôts d'assimilats polymérisés durant le remplissage. Ainsi, tout facteur environnemental qui va affecter la fixation photosynthétique du carbone et la synthèse de cellulose va aussi modifier l'épaississement de la paroi et donc la maturité physiologique (Sassenrath-Cole & Hedin, 1996 ; Murray, 1996 ; Murray & Brown, 1996 ; 1997). Le rôle prédominant de la fourniture en assimilats d'une capsule en développement dans la détermination de la qualité de la fibre est renforcé par les associations positives obtenues par Petigrew & Meredith (1994) entre taux de photosynthèse et résistance et micronaire des fibres.

En se basant sur cette hypothèse trophique, la qualité va dépendre des quantités d'assimilats allouées aux capsules. Ainsi la production d'assimilats est mise en jeu, mais également leur répartition entre les organes demandeurs ou puits présents sur la plante, ainsi qu'au sein de la capsule. Or, les processus de répartition des assimilats constituent un point faible dans les connaissances actuelles. Alors que le développement général de la capsule est bien connu, peu d'informations existent sur les effets spécifiques de l'environnement sur la répartition des assimilats.

Dans la synthèse bibliographique qui suit, sera réalisé un état des lieux des connaissances sur l'élaboration des fibres en relation avec le développement de l'organe reproducteur. Nous chercherons à mettre en évidence les composantes de cette élaboration, leurs phases de formation, ainsi que leurs facteurs de variation.

Nous consacrerons un chapitre également à la régulation trophique et aux règles de répartition, dans l'optique de cerner les limites actuelles des modèles de simulation de répartition du carbone.

Ces résultats nous serviront de base pour mettre à jour les hypothèses qui soutiendront la démarche de la thèse.

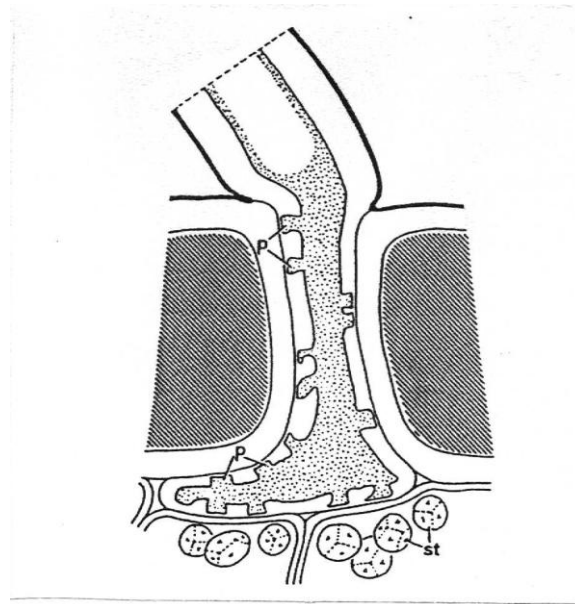
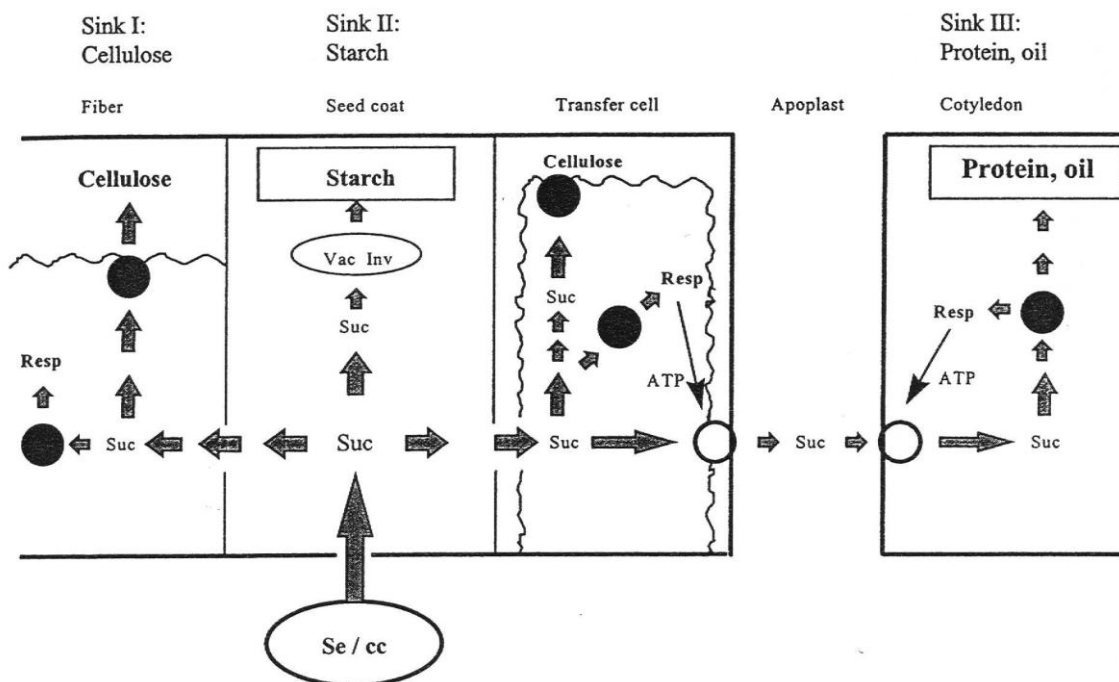


Figure 3 : schéma de la partie basale de la fibre (d'après Waterkeyn, 1985)

Sont indiqués les ponctuations (p) et l'amidon (st) contenue dans les cellules épidermiques voisines



. An integrated model for the role of SuSy in controlling diverse patterns of carbon partitioning in developing cotton seed. ●, SuSy; ○, putative Suc transporter. The arrow indicates the main direction of carbon flow. The differential expression of SuSy protein in fiber cells and transfer cells of the seed coat plays a key role in mobilizing Suc symplastically into fibers for massive cellulose biosynthesis and into transfer cells for possible energy-coupled Suc efflux into the apoplast, where it is then taken up by cotyledonary cells and degraded by SuSy for protein and oil biosynthesis. The remainder of unloaded Suc moves into seed coat cells and is degraded by vacuolar invertase for starch biosynthesis in this tissue. Inv, Invertase; Resp, respiration; Se/cc, sieve element/companion cell complex; Vac, vacuole.

Figure 4 : modèle intégrant le rôle de l'enzyme SuSy dans le contrôle de diverses voies du transfert du carbone dans la graine. (Ruan *et al.*, 1997)

I- Formation des fibres en relation avec le développement de l'organe reproducteur

I-1- Structure de l'organe reproducteur : La capsule et ses composants

La capsule est constituée de 3 à 5 carpelles, divisant le fruit en autant de loges dans chacune desquelles on trouve 6 à 12 ovules, 6 à 9 chez les cotonniers modernes (Parry, 1982). Les carpelles servent de structure physique aux graines, mais également de réserve physiologique. Ils accumulent des quantités significatives d'azote, phosphore et magnésium durant les trois premières semaines de développement, qui sont ensuite re-mobilisées, au profit des autres constituants de la capsule durant la fin du développement (Leffler & Tubertini, 1976). Les carpelles contribuent à la fixation du carbone durant les 10 premiers jours du développement de la capsule (Oosterhuis *et al.*, 1994).

La graine de coton est constituée de trois types de tissus : les fibres qui sont issues de la couche la plus externe du tégument de la graine, le tégument de la graine où se terminent les vaisseaux du phloème, et l'embryon constitué principalement par les cotylédons (Hendrix, 1990). Sur une graine on comptabilise 12000 à 18000 fibres pour la plupart des variétés.

La base de la fibre est enserrée entre les autres cellules de l'épiderme et présente sous cette couche une extension en forme de pied (**Figure 3**). Cette extension fournit une large zone de contact avec les cellules épidermiques voisines, elle présente de nombreuses ponctuations avec des plasmodesmes, qui permettent l'import d'assimilats via le symplasme (Ryser, 1992). La fonctionnalité de cette voie symplastique de transfert a été mise en évidence au travers de l'épiderme de la graine, de la zone de déchargement du phloème aux fibres (Ruan *et al.*, 1997). Le transfert du saccharose en provenance du phloème à partir du tégument serait sous contrôle de l'enzyme saccharose synthase (SuSy). Cette enzyme permettrait le maintien d'un gradient de concentration faible en saccharose par catalyse de la conversion réversible du saccharose et de l'UDP en UDP-glucose et fructose. Retrouvée également dans les fibres et cotylédons, elle interviendrait dans la biosynthèse des parois et réserves (**Figure 4**). L'UDP-glucose est un précurseur de nombreuses voies de biosynthèse métaboliques, structurales (précurseur immédiat de la cellulose), et de stockage (amidon, protéines, huile).

L'extension à la base de la fibre se prolonge par un rétrécissement au niveau de l'épiderme de la graine, avant de prendre son diamètre normal. Cette morphologie explique la facilité de l'égrenage, une traction sur la fibre provoquant sa déchirure en ce point de moindre résistance, la séparant de la graine.

I-2- Les phases de développement

L'anthèse et l'initiation des fibres

25-30 jours interviennent généralement du bouton floral visible à la floraison. Le stimulus floral doit commencer 10 à 15 jours avant l'apparition du bouton floral (Hesketh et Low, 1968 ; Moraghan *et al.*, 1968 ; Gipson & Ray, 1974).

La fleur s'ouvre normalement le matin, peu après le lever du soleil, puis vers 9 ou 10 heures les anthères s'ouvrent à leur tour, libérant les grains de pollen. Les stigmates sont déjà réceptifs à ce stade. Le plus souvent la fleur est fécondée par son propre pollen. Le noyau de l'albumen commence à se développer presque immédiatement après la triple fusion (1 jour après l'anthèse). L'œuf fécondé ne se divise pas avant 3 à 4 jours après l'anthèse. Le lendemain de l'anthèse, la corolle rougit, puis finit par tomber un ou deux jours plus tard.

La différenciation des cellules de l'épiderme de la graine qui donneront les fibres a lieu 2 à 3 jours avant l'anthèse (Gould & Dugger, 1986 ; Graves & Stewart, 1988). Il est généralement admis que l'initiation des fibres débute le jour de l'anthèse, bien qu'une étude ultra-structurale ait permis de détecter une initiation primaire des fibres 16 heures avant anthèse.

(A)

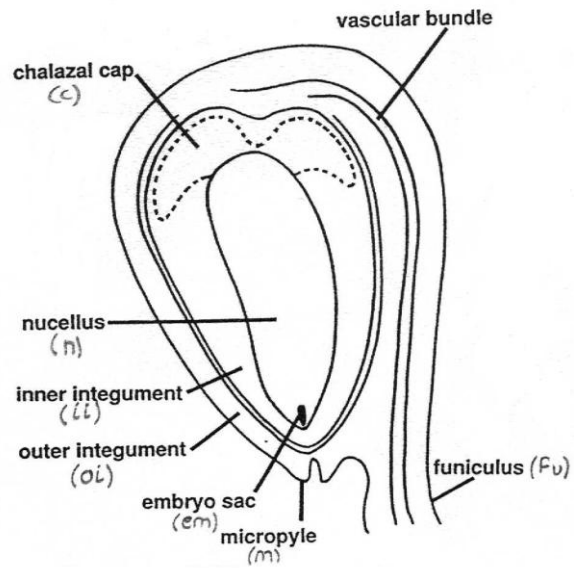
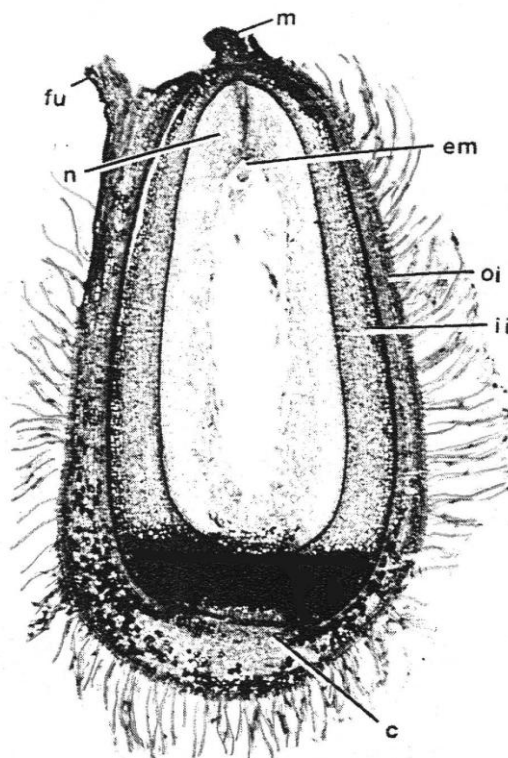


Figure 5 : (A) schéma à floraison (Nolte *et al.*, 1995) et (B) coupe longitudinale à 5 jours (Waterkyn, 1985) d'une graine de cotonnier

(B)



Celle-ci se traduit par un grossissement cellulaire et nucléaire, par une réduction de composés phénoliques dans la vacuole et par une augmentation de la densité cytoplasmique (Ramsey et Berlin, 1976).

L'initiation débute sur la crête de la chalaze (extrémité arrondie de la graine, proche des terminaisons des vaisseaux du phloème, **figure 5 A et B**) et se poursuit progressivement jusqu'au micropyle (extrémité pointue proche du funicule). Cette transition dans l'initiation a été reliée selon différentes hypothèses à un gradient de concentration en substances de croissance (auxine et acide gibbérellique) déclinant à partir de la chalaze (Stewart, 1975), ou à un transport de substances de croissance par le système vasculaire qui aboutit du côté de la chalaze (Gould & Dugger, 1986).

Une seconde vague d'initiation de fibres a lieu vers le 6^e jour après l'anthèse. Leur développement est alors différent. La différence majeure est dans le diamètre des fibres, celles-ci forment un duvet (ou «fuzz»), qui reste sur la graine après l'égrenage (Berlin, 1986). Les fibres de ce duvet s'allongent moins rapidement et cessent leur élongation en même temps que les autres fibres.

Le stade limite d'avortement des graines

Le nombre de graines par capsule est fonction du nombre d'ovules par fleur et de l'efficacité de la fécondation. Le nombre d'ovules par fleur est essentiellement une caractéristique génétique qui est établie aux alentours de trois semaines avant floraison. En fonction des conditions, pendant et après fécondation, des avortements de graines peuvent avoir lieu jusqu'à 12 à 14 jours après anthèse. Cet âge correspond au stade à partir duquel les graines passent en phase d'accumulation rapide de poids sec (Stewart, 1986). Il est possible de l'assimiler au stade limite d'avortement (SLA) défini chez les légumineuses comme la fin des divisions cellulaires de l'embryon (Ney *et al.*, 1993).

Les « motes » sont des structures qui dérivent d'un ovule, mais qui présentent les signes d'un arrêt de développement. Selon leurs tailles on peut les classer en ovules non pollinisés, en graines non développées ou partiellement développées (Goynes *et al.*, 1995a). En fait, leur apparence dépend du stade de maturité atteint par la graine avant l'arrêt du développement. Une fécondation incomplète donne de petits « motes » ou « motes à fibres courtes ». Quand le développement de l'embryon et de la fibre sont stoppés à un stade supérieur, de gros « motes » ou « motes à longues fibres » sont formés, d'aspect assez similaire à une graine mature, ils ont de longues fibres immatures. Ces fibres contribuent au rendement, mais réduisent la qualité du fait de leur faible maturité. (Davidonis *et al.*, 1996). La période de développement critique pour les « motes à fibres courtes » se situerait 2 à 3 semaines avant la floraison lorsque peuvent se produire des développements atypiques des grains de pollens ou d'ovules. De plus, de fortes températures et taux d'humidité le jour de l'anthèse peuvent affecter la dispersion du pollen. Pour les « motes à fibres longues » la période critique s'étendrait de la fécondation jusqu'à la fin de l'élongation de l'embryon, soit environ 21 jours après anthèse (Davidons *et al.*, 2000).

Elongation des fibres et grossissement des graines

2 à 3 jours après anthèse, les fibres ont atteint leur circonférence finale, leur extrémité s'effile, la croissance en longueur excède celle en largeur et se poursuit en spirale (Stewart, 1975). La cellule accumule une grande quantité de potassium et d'un acide organique (le malate) dans sa vacuole créant le faible potentiel hydrique nécessaire à son expansion (Dhindsa *et al.*, 1975). Une paroi primaire, mince et extensible, se met en place pendant cette phase, composée principalement d'hémicellulose et de composés pectiques. La croissance des fibres est de type diffuse, localisée sur toute sa surface, et non exclusivement à son extrémité (Tiwari & Wilkins, 1995).

Cut : cuticule
 P : paroi primaire
 S1 : couche S1
 S2 : couches S2 α - ω
 R : inversion avec fibrilles croisées
 R' : inversion avec fibrilles courbées
 angle des fibrilles

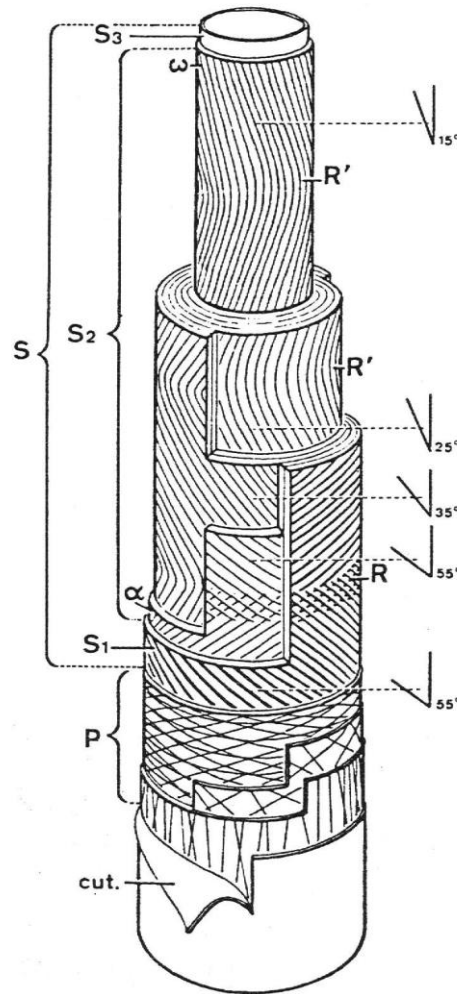


Figure 6 : schéma d'une fibre mature (Waterkyn, 1985)

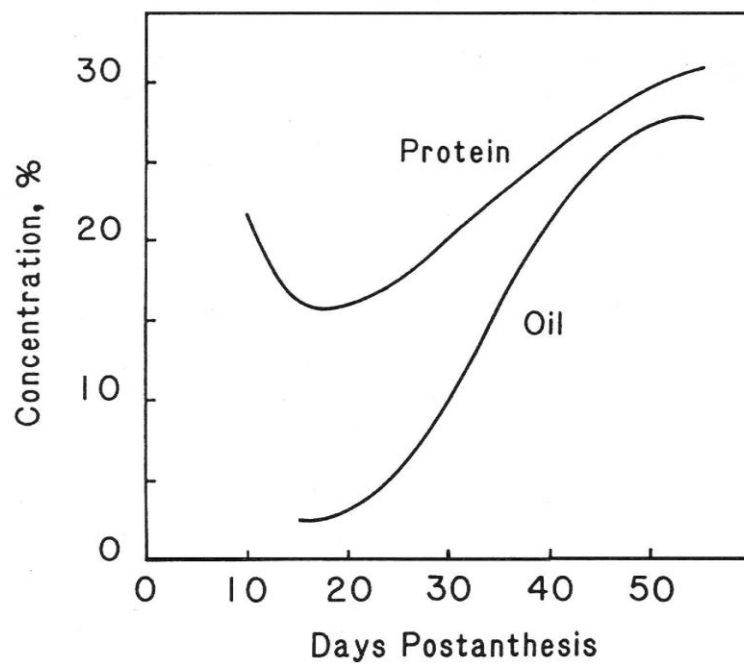


Figure 7 : Teneurs en protéines et huile durant le développement des graines (Leffler, 1986)

Les 4 à 6 premiers jours suivant l'anthèse, presque toute la matière sèche distribuée à la graine part vers le tégument externe où se forment les fibres (Stewart, 1986). Ainsi c'est presque exclusivement ce tissu qui répond aux variations des conditions environnementales, influençant le nombre de fibres par graine, ainsi que leur longueur. Le potentiel d'élongation de la fibre serait déterminé précocement, l'acide gibbérélique (GA) étant efficace seulement les quelques jours suivant l'anthèse (De Langhe *et al.*, 1978). Des différences de taille et d'activité du nucléole des fibres ont été corrélées à leurs dimensions finales (Peeters *et al.*, 1988).

Dans les premiers temps, tandis que la graine grossit, l'embryon reste petit, mais les tissus nourriciers de l'embryon (l'albumen, alimenté par les réserves du nucelle) sont le siège d'une intense prolifération cellulaire.

Sur trois cultivars de *Gossypium hirsutum*, Stewart & Kerr (1974) ont montré que l'allongement de la fibre (L, en mm) durant la période de grossissement (8 à 17 jours après anthèse) était relié à l'augmentation en volume de l'ovule (V, en μl) : $L = \beta V^\alpha$; α et β étant des paramètres de croissance caractéristiques du cultivar. Aucune corrélation n'a été obtenue entre la taille finale de la graine et la longueur finale des fibres de capsules matures, mais la proportion de fibre (calculé par : lint index / (lint index + seed index) ; le seed index étant la masse de 100 graines et le lint index la masse de fibres de 100 graines) est corrélée négativement au volume de la graine des trois cultivars.

Remplissage des structures

La formation des parois secondaires débute dans la fibre entre 15 et 18 jours après anthèse avec un taux de dépôt maximum entre 26 et 28 jours. Mais l'allongement de la fibre continue jusqu'à 21 à 25 jours, les deux phases se chevauchant sur 5 à 10 jours (Schubert *et al.*, 1973 ; Benedict *et al.*, 1973 ; Meinert & Delmer, 1977). Les périodes exactes d'élongation et de remplissage dépendent de la variété, et des conditions de température et de lumière (Gipson & Joham, 1969 ; Schubert *et al.*, 1976 ; Naithani *et al.*, 1982 ; Goynes *et al.*, 1995b).

La paroi secondaire qui se met en place est constituée d'une première couche de transition appelée S1 et de plusieurs couches S2, qui se déposent en spirale selon un angle variant le long de la paroi interne. Ces dernières couches sont composées de cellulose fortement polymérisée, formant une structure rigide, plus cristalline. En effet, les chaînes de cellulose organisées en microfibrilles parallèles sont plus proches les unes des autres. L'angle de la spirale approche les 20 à 45 degrés dans la partie centrale (40 à 50 degrés pour S1), il change de direction par intervalle formant des inversions (reversals) communément observés dans toutes les parois secondaires (Waterkyn, 1985 ; **figure 6**).

Les taux de remplissage de la paroi secondaire varient au sein d'une capsule. Des coupes transversales de fibres réalisées par Goynes *et al.*, (1995b) montrent des épaisseurs de parois variables à tous les stades de développement et pour plusieurs variétés de *G. hirsutum* et *G. barbadense*.

Une semaine après anthèse, de l'amidon est accumulé dans les téguments de l'ovule. A partir de 15 jours, cet amidon est dégradé et apparaît simultanément dans l'embryon, atteignant un maximum vers 35 jours (Hendrix, 1990). Le jeune embryon commence le développement de ses cotylédons au moment où les dépôts secondaires commencent dans la fibre. Lorsqu'il a atteint sa taille maximale l'embryon a utilisé la majeure partie de l'albumen.

Tandis que la partie externe de la graine accumule seulement la cellulose, l'embryon accumule les lipides et les protéines (**figure 7**). Il y a une faible mais progressive accumulation de lipides polaires durant le développement de l'embryon. Les lipides neutres, qui constituent la majeure partie des réserves de stockage augmentent rapidement dans la graine du 26^e - 30^e jour au 45^e jour et ensuite n'augmentent plus que lentement.

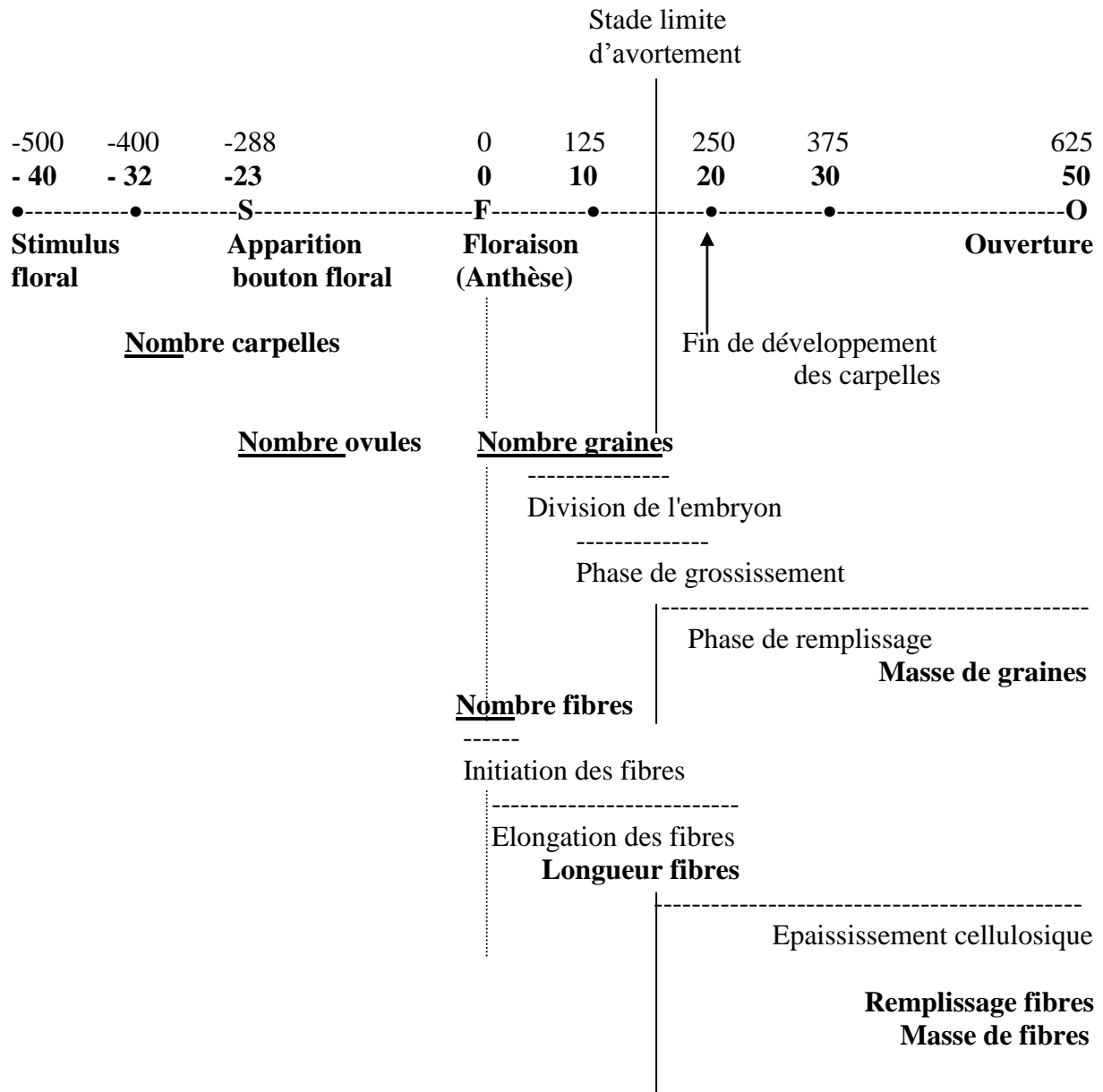


Figure 8 : Chronologie de mise en place des composants de la capsule

Chronologie en jour ou degrés-jours (base 13°C) à partir de l'anthèse

Globalement à partir de 35 jours, les accumulations de masse déclinent, l'huile est la seule réserve de carbone qui continue à augmenter (Touma-Touchan, 1977). Par contre l'accumulation des minéraux continue dans l'embryon, tandis que leurs taux diminuent dans les parois des carpelles et dans les fibres. L'azote est le composé minéral majeur accumulé dans les graines, à maturité plus de 90 % de l'azote de la capsule est retrouvé dans les graines. Le plus abondant dans les fibres est le potassium (Leffler & Tubertini, 1976). A partir de 20 jours, la teneur en protéines totales de la graine augmente en fonction du temps de manière quasi linéaire jusqu'à la déhiscence de la capsule (Elmore & Leffler, 1976).

L'accumulation de cellulose dans les fibres stoppe apparemment avant que l'accumulation des réserves ne cesse dans l'embryon. L'énergie calorifique nécessaire pour la production de graines est le double de celle demandée pour la production de fibres (Hedin *et al.*, 1997).

Le remplissage s'arrête de 4 à 0 jours avant l'ouverture de la capsule. A l'ouverture du fruit, la fibre, qui avait un aspect tubulaire, se dessèche lentement et se vrille irréversiblement. Le dessèchement de la fibre débute avec la déshydratation du protoplasme du lumen et de l'eau intermoléculaire, ce qui lui confère un aspect plat en forme de ruban entortillé. Le vrillage est indispensable à la filature du coton : un fil est composé de fibres parallèles et torsadées mécaniquement et dont l'état ne se maintient que par les frictions du vrillage des fibres entre elles.

La **figure 8** intègre la chronologie de mise en place des composants de la capsule.

I-3- Taux de croissance de la capsule et de ses composants

Dans la plupart des modèles seule la croissance en masse des capsules individuelles est prise en compte. Stapleton *et al.* (1973 ; in Marani, 1979) ont supposé que chaque fruit avait une demande journalière de photosynthetats qui augmentait exponentiellement avec l'âge durant les 35 premiers jours et ensuite restait constant (à 0,227 g / jour) jusqu'à maturation. McKinion *et al.* (1975 ; in Marani, 1979) ont présumé dans leur modèle SIMCOT un taux de croissance exponentiel durant la première semaine, un taux constant (0,225 g/jour) durant les trois semaines suivantes, et un taux se réduisant graduellement ensuite. Gutierrez *et al.* (1975) ont supposé dans leur modèle COTSIM que la capsule commençait sa phase de croissance exponentielle lorsque sa feuille associée avait atteint sa taille maximale. Wallach (1978) considère dans son modèle simplifié un taux de croissance constant (0,24 g par jour physiologique) pour une période de 41 jours physiologiques (fonction de la température) débutant 5 jours après anthèse.

En ce qui concerne les composants de la capsule, les premières études se sont surtout intéressées à la fibre (Gipson & Joham, 1969 ; Benedict *et al.*, 1973 ; Schubert *et al.*, 1973). Benedict *et al.*, (1973) ont montré que la croissance en matière sèche des fibres suivait une courbe sigmoïde. Le taux maximum de croissance s'observe à 25-30 jours après anthèse, et la masse sèche maximale des fibres à 40-45 jours. Schubert *et al.* (1973) ont analysé le poids sec de fibres par graine et ajusté une courbe de croissance logistique à leurs données, avec un taux maximum de croissance en masse à 27-30 jours après anthèse.

D'autres auteurs ont considéré l'ensemble des composants de la capsule afin d'estimer la répartition de la matière sèche finale entre composants. Des différences ont été mises en évidence en fonction des conditions environnementales (Leffler, 1976 ; Kohel & Benedict, 1984).

Mutsaers (1976), a passé en revue la littérature sur la croissance de la capsule et construit « un modèle idéal » de croissance des capsules et de ses composants (**figure 9**). Le modèle de croissance, a pour fonction de calculer les besoins nécessaires en substrats pour l'accumulation de masse.

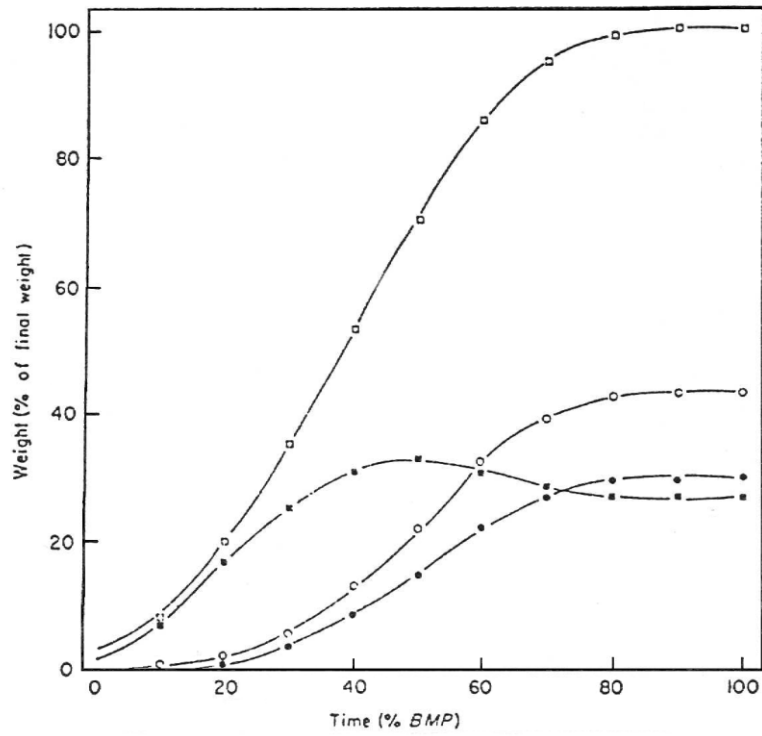


Figure 9 : Croissance de la capsule et de ses composants en % de la durée de développement de la capsule (d'après Mutsaers, 1976)
 (□ poids total, ○ graines, ● fibres, ■ carpelles)

Il conclut que durant la croissance initiale presque tout accroissement en poids est investi dans les carpelles, ensuite le poids des carpelles atteint un plateau et durant la fin de la croissance de la capsule il se réduit. Cette réduction observée coïnciderait avec la forte réduction du taux d'hydrates de carbone dans les carpelles, transférés aux graines et fibres en croissance rapide. Il estime une consommation de 138,5g d'hydrates de carbone et de 15,4g d'acides aminés pour 100g de matière sèche de la capsule sans compter la respiration de maintenance.

Marani (1979) s'est intéressé aux taux de croissance des carpelles et du coton-graine. Il a modélisé le potentiel de croissance de la capsule en se basant sur les hypothèses suivantes : 1) la masse sèche du coton- graine suit une fonction sigmoïde, 2) la masse sèche des carpelles croît linéairement durant 21 jours, le taux de croissance est de 0,145g par jour durant cette période, aucune autre croissance n'a lieu après, 3) il existe un taux maximum de croissance de la capsule supposé de 0,28g par jour, limité par l'offre en hydrates de carbone à la capsule entière. Lorsque le taux de croissance potentiel du coton-graine dépasse ce maximum, une réduction de la masse sèche des carpelles a lieu.

Toutefois, les poids capsulaires moyens observés ne correspondaient qu'à 65 à 85 % du poids calculé d'après son modèle. Pour l'auteur la cause de cette surestimation étant due à des contraintes affectant la plante entière ou les capsules individuelles.

II- Facteurs de variation

II-1- Facteurs internes

Potentiel génétique

Le potentiel génétique d'un génotype est défini comme le niveau de rendement ou de qualité de fibres pouvant être atteint sous conditions optimales de croissance.

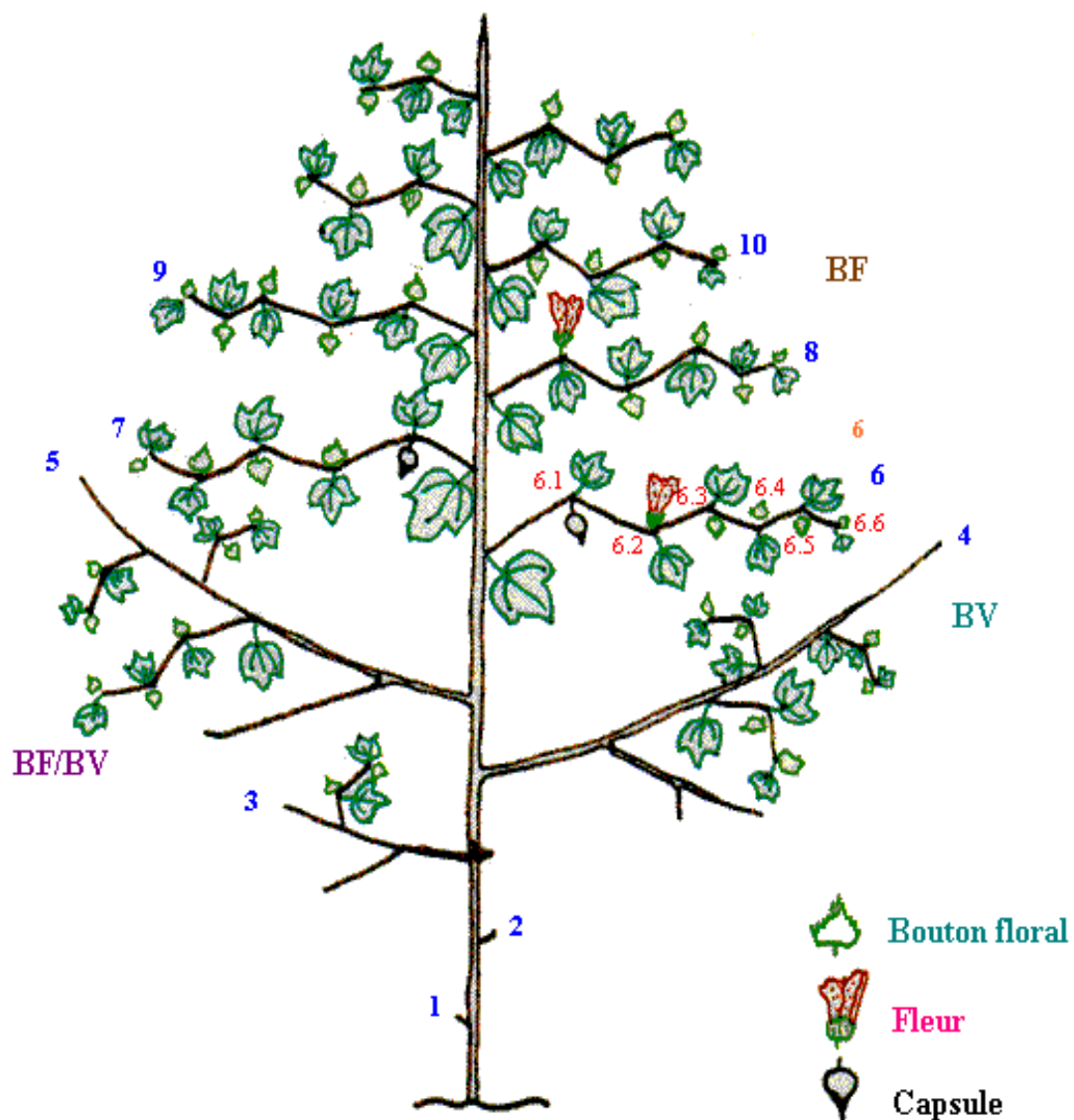
Ainsi, la qualité des fibres produite par un génotype de cotonnier sera le résultat de propriétés de forme et de maturité des fibres établis en fonction d'interactions complexes entre les caractères génétiques de la plante et les conditions de croissance. Les propriétés de forme des fibres, en particulier la longueur et le diamètre, sont en grande partie sous dépendance génétique. Les propriétés de maturité, fonction du dépôt en cellulose de la paroi de la fibre, sont plus sensibles aux variations des conditions de croissance.

Variations structurales

La variabilité de la qualité est toutefois difficile à appréhender, car elle apparaît déjà significative à l'échelle de la graine, les fibres n'étant pas initiées au même moment sur la graine.

Des comparaisons de longueurs de fibres révèlent des différences marquées selon la localisation sur la graine : de l'extrémité de la chalaze au micropyle. Vincke *et al.*, (1985) ont étudié sur différents cultivars de *G. hirsutum*, *G. barbadense*, et *G. arboreum* la distribution des fréquences de la longueur d'échantillon de fibres prises au niveau de la chalaze, du micropyle et de la partie centrale de la graine, ainsi que des mesures de périmètre et de maturité. Les fibres de la région centrale montrent une distribution normale de faible largeur, ce qui indique que ces fibres sont presque uniformes en longueur. Celles mesurées dans la région de la chalaze s'approchent du même degré d'uniformité de la longueur mais sont légèrement plus fines et moins matures que les fibres de la région centrale. Au niveau du micropyle les fibres moins nombreuses, sont plus courtes, plus épaisses et plus matures. La distribution de la longueur est variable mais ne suit jamais une loi normale. Toutefois la quantité de fibres de cette région est faible et ne peut être à l'origine des asymétries de distribution de la longueur que l'on retrouve à plus grande échelle.

En outre, lorsque le coton est récolté à la main, le pourcentage de fibres courtes est très faible, ce qui implique, pour les auteurs, que de forts pourcentages de fibres courtes résultent de rupture de longues fibres fines lors de processus mécaniques de récolte et égrenage.



BV : Branche Végétative (croissance monopodique)

BF : Branche Fructifère (croissance sympodique)

en bleu: numéro de branche

en rouge: la position du site fructifère

Figure 10 : Structure d'une plante de cotonnier montrant les nœuds de la tige principale, les branches végétatives, les branches fructifères, les boutons floraux, fleurs et capsules (d'après Cognée, 1975)

Michaelidis (1977 ; in Delanghe, 1986) a montré sur *G. hirsutum* et *G. barbadense*, que le taux d'élongation des fibres était synchrone sur la graine entière, malgré les différences de longueur par région, et que l'élongation cessait en même temps sur toute la surface de la graine.

Des variations significatives de longueur et maturité peuvent être également reliées à la position de la graine (apicale, médiane, basale) au sein d'une loge. Le degré d'épaississement de la paroi secondaire de fibres prélevées sur les différentes graines d'une loge donne des valeurs plus faibles pour les graines situées à l'apex et plus élevées pour les graines situées à la base, du côté du pédoncule. Les fibres les moins matures se trouvent proches de l'apex de la capsule (Bradow & Davidonis, 2000).

II-2- Variations au sein de la plante

Développement reproducteur du cotonnier

L'architecture du cotonnier comporte un axe principal orthotrope (tige principale) d'où partent des branches végétatives (BV) dressées et des branches fructifères (BF) horizontales. L'axe principal et les branches végétatives qui se développent à la base de la plante sont des axes orthotropes à croissance indéfinie. Les branches fructifères sont plagiotropes. Elles sont constituées par une succession indéfinie d'axes à croissance limitée, se terminant par une fleur (**figure 10**).

Le méristème édificateur d'un axe végétatif présente une différenciation graduelle, qui se manifeste par une sexualisation progressive des bourgeons axillaires le long de cet axe (Attims, 1969).

L'initiation florale chez les cultivars modernes de cotonniers n'est pas sous influence du photopériodisme, mais le niveau d'apparition du premier nœud fructifère peut être modifié par les températures journalières et nocturnes, la qualité et l'intensité lumineuse (Mauney, 1966 ; Moraghan *et al.*, 1968 ; Low *et al.*, 1969). La progression de la floraison est fonction de la croissance végétative qui induit de nouvelles branches fructifères et de la formation de positions additionnelles sur les branches existantes. Ces deux taux de production de sites fructifères sont sous influence de la température (Hesketh *et al.*, 1972).

Conséquences sur la variabilité du rendement et de la qualité des fibres

La longueur et la maturité des fibres varient selon les sites fructifères (Bradow *et al.*, 1997), en fonction du niveau de BF et de la position de la capsule sur la BF. La longueur et la résistance des fibres sont supérieures pour les premières capsules récoltées et diminuent progressivement en fonction de la date de floraison (Verhalen *et al.*, 1975).

Ce sont les nœuds intermédiaires qui contribuent le plus au rendement : les BF des nœuds 9 à 14 fournissent la majeure partie du rendement en fibre (Jenkins *et al.*, 1990a) ; et de la qualité : La longueur des fibres est maximale pour les capsules du milieu de la plante, et diminue pour les dernières capsules produites et parfois pour les premières (Judais, 1997). Les profils de nombre de capsules récoltées, de la masse produite par capsule et de la qualité des fibres le long de la tige principale, peuvent être mis en parallèle avec le profil d'activité photosynthétique au sein du couvert : la durée de vie des feuilles et leur capacité d'interception est maximale pour les nœuds intermédiaires (Oosterhuis & Wulschleger, 1988 ; Abdurakhmanova *et al.*, 1995 ; Kasemsap *et al.*, 1997).

Les capsules formées sur la première position des BF produisent des graines et des fibres de meilleure qualité (Kerby & Ruppenicker, 1989). Elles produisent 66 à 75 % du rendement. (Jenkins *et al.*, 1990b). Kerby *et al.*, (1993) obtiennent une contribution au rendement de 69,2% pour la première position des BF et de 16,8% aux défauts de qualité, et une contribution de la troisième position des BF de 6,4% au rendement et de 56,5% aux défauts de qualité.

La réduction de la taille et de la qualité des capsules de fin de saison peut s'expliquer par la forte compétition pour les assimilats. Mais la réduction observée pour les capsules plus précoces en troisième position des nœuds inférieurs, met en évidence un effet position indépendant du niveau de charge en capsules. Des déficiences localisées en fourniture d'assimilats résulteraient de surfaces foliaires plus réduites des feuilles associées, et d'un développement végétatif important des nœuds supérieurs qui limiterait la pénétration de la lumière.

Certains auteurs suggèrent que les substances de croissance pourraient intervenir dans ces différences de croissance et de qualité en fonction de la position. Ainsi, les gibbérellines ont été impliquées comme l'un des facteurs pouvant être responsable de différences au sein de la plante (Peeters *et al.*, 1991).

II-3- Facteurs externes

Notre cadre d'analyse se limite à l'aspect trophique de l'élaboration du rendement et de la qualité des fibres, nous nous sommes donc focaliser sur les facteurs environnementaux jouant directement sur le niveau de ressources en assimilats de la plante.

Elaboration du rendement

Les composantes du rendement chez le cotonnier sont le nombre de plantes par unité de surface, le nombre de capsules par plante, le nombre de graines par capsule et la masse de fibre par graine, ou encore de façon alternative à l'échelle de la capsule, la masse de coton-graine par capsule et la fraction de fibre (Hearn & Constable, 1984).

Le rendement peut être mis en relation avec la capacité de la plante à allouer les assimilats vers le produit récolté.

L'ombrage, en réduisant le niveau de ressource globale de la plante, entraîne une réduction du rendement en fibres. Zhao & Oosterhuis (1998) ont montré que le nombre de capsules par unité de surface était la composante du rendement la plus sensible à l'ombrage, bien que la masse de la capsule puisse aussi être réduite. L'accroissement des ressources lumineuses augmente le rendement en fibres par augmentation du nombre de capsules par plante (Pettigrew, 1994). Des rendements supérieurs ont été obtenus avec des cotonniers cultivés sous atmosphère enrichie en CO₂ (630 µL.L⁻¹ ; Mauney *et al.*, 1978 ; Guinn, 1974).

L'abscission des jeunes organes reproducteurs est également accrue sous fortes températures (Reddy *et al.*, 1992), et en réponse à une contrainte hydrique (McMichael *et al.*, 1973).

Peu d'attention a été portée au rendement en fibres à l'échelle de la capsule, et les observations sont souvent contradictoires en raison des interactions complexes entre composantes du rendement et entre organes de différents âges au sein de la plante (Stewart, 1986). En raison du caractère indéterminé de la floraison du cotonnier, la formation du nombre de capsules et leur remplissage se réalisent sous des conditions environnementales et des niveaux de ressources en assimilats qui changent, selon leur position sur la plante et la date d'anthèse. Ce qui complique l'analyse des composantes du rendement et impose un suivi de la formation du rendement à l'échelle de l'organe fructifère (Crozat, 1995).

Afin de pouvoir à la fois intégrer le nombre de graines et analyser les interactions entre graines et fibres à l'échelle de l'organe fructifère, dans notre étude la décomposition du rendement retenue fait intervenir :

$$\begin{aligned} \text{Masse sèche de fibres de la capsule} &= \text{Nombre de graines} \\ &\quad \times \text{Masse de coton-graine par graine} \\ &\quad \times \text{Fraction de fibres du coton-graine} \end{aligned}$$

Elaboration de la qualité

D'après la bibliographie, les principaux facteurs physiologiques susceptibles d'influencer la synthèse de la fibre sont : la température, par son influence sur les processus métaboliques, et l'énergie disponible en terme d'hydrates de carbone provenant de la photosynthèse ou des réserves.

La réduction de l'éclairement réduit la résistance et la maturité des fibres mais augmente sa longueur (Eaton & Ergle, 1954; Pettigrew, 1995). Mais l'accroissement de la lumière n'améliore pas de façon significative la qualité des fibres (Pettigrew, 1996b).

Zhao & Oosterhuis (1996) ont appliqué des ombrages (63%) de courtes durées à différents stades de développement. Tous les traitements d'ombrage ont significativement réduit la maturité des fibres. Ce sont les ombrages appliqués lors du pic de floraison et aux stades de développement capsulaire qui ont le plus d'effets sur la maturité. L'ombrage n'affecte pas significativement la longueur moyenne, la résistance, et le taux d'élongation des fibres. L'ombrage durant la période bouton floral n'affecte pas significativement la qualité.

La température influencerait à la fois l'élongation de la fibre et son remplissage. Des températures nocturnes inférieures à 20°C réduisent la longueur moyenne des fibres (Gipson & Ray, 1969). La maturité serait réduite pour des températures nocturnes inférieures à 25°C, par réduction du taux de synthèse de la cellulose (Gipson & Joham, 1968). Une température moyenne de 27°C durant le développement de la capsule serait requise pour obtenir la valeur maximale de maturité des variétés étudiées (Wanjura & Barker, 1985). La fibre est très sensible à la température durant les 15 premiers jours d'élongation, ensuite elle tendrait à être non dépendante de la température (Gipson & Ray, 1969). En culture in vitro, les températures froides retardent l'initiation et la première phase d'élongation (jusqu'à 0.5 mm) mais sont sans effets par la suite (Xie *et al.*, 1993).

Sous faibles températures la période d'élongation est allongée. Cet allongement de la période d'élongation est attribué à un retard de démarrage plutôt qu'à un taux réduit d'élongation. Les faibles températures retardent également le début du remplissage et allongent sa durée. Les taux d'accumulation sont fortement réduits lors de faibles températures nocturnes (15°C), ceci suggérant que la synthèse de la paroi secondaire serait plus sensible à ces conditions que la synthèse de la paroi primaire (Haigler *et al.*, 1991).

Un déficit hydrique tend à réduire la longueur des fibres bien que le stress hydrique doive être sévère et avoir lieu peu de temps après anthèse pour que la réduction de longueur soit significative (Marani & Amirav, 1971 ; Shimshi & Marani, 1971). Un déficit sévère mais un excès d'eau également peuvent réduire la maturité (Marani & Amirav, 1971; Ramey, 1986). La période de forte sensibilité des caractéristiques qualitatives des fibres et graines à un stress hydrique est comprise entre 15 et 25 jours après anthèse (Vigil *et al.*, 1994). Les caractéristiques de la graine (taille, poids, teneur en huile et protéines) sont plus sensibles à un déficit hydrique en période de maturation que les caractéristiques de la fibre (Stewart, 1986).

Par comparaison d'apport adéquat en azote par rapport à des cultures déficientes, il est observé, en général, une augmentation du nombre de graines par capsule, de la longueur des fibres, de la masse de graines et de fibres, de la teneur en azote des graines, mais une réduction de la teneur en huile et du rapport de fibres sur graines. Les augmentations sont probablement liées à une augmentation générale de la vigueur végétative des plantes en réponse à la fertilisation (Stewart, 1986). La maturité des fibres ne varie pas significativement avec des apports en azote, sauf s'ils sont excessifs. Dans ce cas la maturité est réduite (Hearn, 1976 ; Koli & Morill, 1976). La disponibilité en potassium est fortement associée au développement de la graine, et influence les paramètres de qualité à maturité. Une déficience en potassium réduit la longueur et la maturité des fibres (Pettigrew *et al.*, 1996a).

D'après ces observations, il apparaît que le niveau de ressource a plus d'influence sur la maturité des fibres, que sur la longueur, qui est principalement sous influence de la température et de l'état hydrique (turgescence des tissus). Dans cette étude nous ne nous intéresserons pas aux effets de la température, les expérimentations seront menées au champ en milieu tropical (Thaïlande) et en milieu contrôlé, proche de l'optimum de croissance des capsules (température jour 27°C, nuit 24 °C ; Hesketh & Low, 1968 ; McArthur *et al.*, 1975).

II-4- Interférences de la métrologie : Choix de critères de qualité et d'une méthode de mesure

Afin d'estimer la valeur marchande du coton une importante gamme d'instrumentation de mesure a été développée. Ces techniques en fonction de la méthode d'estimation, de sa facilité de mise en œuvre et reproductibilité, de la taille des échantillons, de la prise en compte ou non de la distribution des paramètres, vont apporter un biais aux valeurs recherchées. Nous allons mettre en évidence les critères importants de la qualité du coton. Nous détaillerons également l'instrumentation utilisée et préciserons les paramètres retenus.

Selon une approche physiologique, la qualité des fibres fait référence à une longueur de fibres et à un degré d'épaississement en cellulose des parois secondaires, établis en fonction d'une dynamique d'élongation et de remplissage (vitesse x durée).

Les critères technologiques des fibres de coton sont généralement associés à leur présentation (définie par **le grade**, ou indice de propreté, de préparation et de colorimétrie), à leurs caractéristiques physiques de forme (longueur, finesse), et à des critères de maturité ou de ténacité.

La finesse standard ou biologique de la fibre est une caractéristique variétale qui peut être estimée par le périmètre, le diamètre ou la surface d'une section de la fibre. En raison de la diversité de forme de fibres d'un même échantillon, la mesure exacte et directe de la finesse des fibres se révèle longue et difficile (Lord & Heap, 1988 ; Matic-Leigh & Cauthen, 1994). Les progrès en analyse d'image ont amélioré la détermination de la finesse biologique, mais l'analyse est encore trop lente et limitée.

La longueur de la fibre est considérée comme une des propriétés les plus importantes, et les défauts de longueur se répercutent sur le prix d'achat du coton. Un fil constitué de fibres longues est plus fin (il nécessite moins de fibres) et plus résistant (une plus longue zone de frictions est présente entre fibres). La longueur est exprimée en millimètres ou en pouces (1 pouce = 25,4 mm). La mesure de la distribution des longueurs des fibres d'un échantillon permet d'obtenir plusieurs caractéristiques, parmi lesquelles la longueur moyenne de toutes les fibres de l'échantillon, la longueur moyenne de quantiles supérieurs des fibres, la fraction de fibres courtes, l'index d'uniformité (rapport de la longueur moyenne sur la longueur de la moitié supérieure).

Parmi les propriétés des fibres entrant dans la classification commerciale des lots de coton, **la maturité** est la moins bien définie. Sur des bases physiologiques et physiques, la maturité des fibres est généralement admise comme étant le degré (quantité) d'épaississement de la paroi de la fibre relativement à son diamètre ou sa finesse. Toutefois le fait que la section transversale d'une fibre ne soit pas un cercle parfait et qu'elle varie significativement le long de la fibre rend complexe sa détermination.

Pour répondre à des critères technologiques, des méthodes de mesures indirectes ont été mises au point, pour la plupart basées sur la résistance d'un faisceau de fibres à l'écoulement de l'air. Ces méthodes permettent la détermination de **l'indice micronaire** (complexe maturité/finesse). Cet indice est devenu l'estimation standard de la finesse et de la maturité dans les pratiques commerciales. Le facteur finesse de l'indice micronaire est considéré comme ayant une importance dans la filature et le facteur maturité des effets sur le succès de prise de la teinture.

L'industrie textile a adopté également la **finesse linéique** ou gravimétrique comme un indicateur des propriétés combinées de la finesse et de la maturité. La finesse linéique exprimée en millitex (mtex) est la masse par unité de longueur des fibres. C'est cette valeur qui permet au filateur de prévoir le nombre moyen de fibres présentes dans la section de fil. La mesure est simple, mais l'erreur associée grande en raison de la faible masse d'une fibre (Gourlot *et al.*, 1999).

Afin d'estimer la maturité, Lord & Heap (1988) ont défini le degré d'épaississement (θ) comme le rapport de la surface de section transversale de la fibre (**A** ou area, sans le lumen) sur la surface d'un cercle parfait de même périmètre P (**figures 11 et 12**).

Il peut être calculé selon l'équation : $\theta = 4\pi A / P^2$

Cette valeur est indépendante du périmètre et ainsi de la finesse intrinsèque de la fibre. Le degré d'épaississement peut être considéré comme une mesure non biaisée de la maturité des fibres, en mesurant l'extension de la paroi relativement à son potentiel maximum.

Un degré d'épaississement moyen ($\bar{\theta}$) est calculé à partir d'une relation empirique en fonction de la distribution de degré d'épaississement des fibres d'un échantillon :

$$\bar{\theta} = 0,577 [(N-D)/200 + 0,70]$$

Le terme en crochets nommé « **taux de maturité** » est un indicateur du pourcentage de fibres normales (N) et mortes (D) (UK) ou du pourcentage de fibres matures ou immatures (USA), obtenu à partir du test à la soude caustique. Le niveau de référence (optimum) lorsque le taux de maturité est égal à 1, correspond à un degré d'épaississement moyen absolu de 0,577.

Le degré d'épaississement peut être également directement quantifié par l'analyse d'image (Matic-Leigh & Cauthen, 1994) ou estimé par l'AFIS (Advanced Fiber Information System, Zellweger Uster Inc. Knoxville, USA) (Bradow *et al.*, 1996), que nous avons choisi d'utiliser dans notre étude.

L'AFIS quantifie le degré d'épaississement et la surface de section transversale sur toute la longueur de la fibre, sur et jusqu'à 10 000 fibres par échantillon. Celles-ci, individualisées, passent devant un capteur électro-optique. Deux signaux sont mesurés simultanément, lors du passage de la fibre étendue devant le rayon lumineux. Le signal d'extinction (atténuation de la lumière transmise lors du passage de la fibre dans le faisceau lumineux) permet d'estimer la longueur et le diamètre (largeur moyenne projetée). Le signal de dispersion (quantité de lumière dispersée par la fibre en fonction de sa forme : aplatissement et vrillage) permet d'estimer le degré d'épaississement (θ) de la paroi secondaire et la surface de section (area). La distribution complète de ces quatre caractéristiques est alors disponible.

Le calcul fournit la moyenne et le coefficient de variation, ainsi que d'autres paramètres, ceux que nous avons retenus dans cette étude sont :

- la longueur moyenne (L_n)
- le taux de fibres courtes (SFCn)
- les quantiles correspondants aux fibres les plus longues (L2,5% ou longueur dépassée par les 2,5% des fibres les plus longues par nombre)
- le taux de fibres immatures (IFF% : $100 * P(2 < 0,25)$)
- le rapport de maturité (MR : $(MFF-IFF) / 200 + 0,7$)
- la finesse linéique (en mtex, $area * \text{masse spécifique du coton} = area * 1,52$)

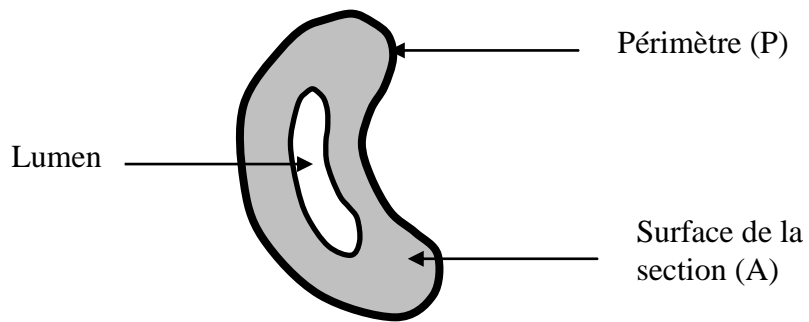


Figure 11 : Calcul du degré d'épaississement (θ) : $\theta = 4\pi A / P^2$

A : surface de section transversale de la fibre, sans le lumen, P : périmètre

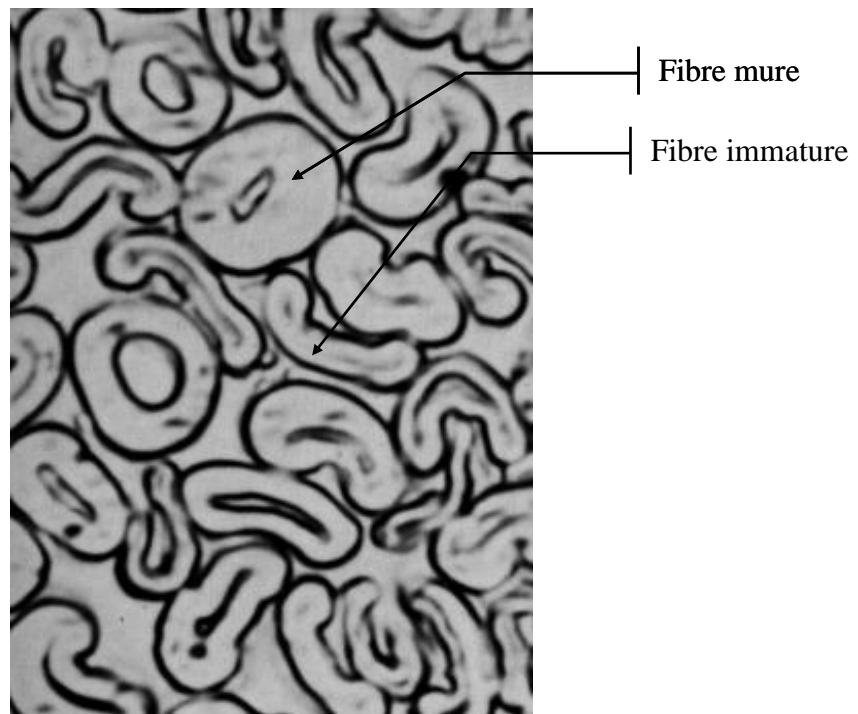


Figure 12 : Sections transversales de fibres (source : CIRAD-CA)

En réalisant des mesures fibre à fibre, l'AFIS donne des indications sur la variabilité des caractéristiques physiques de la fibre, en plus de la moyenne. Pour l'étude du déterminisme de la qualité, la faible masse requise par échantillon mesuré permet une analyse capsule par capsule. On peut ainsi obtenir un niveau d'information pertinent par rapport à notre problématique.

La précision des mesures de l'AFIS dépend à la fois du nombre d'échantillons mesurés et du nombre de fibres mesurées par échantillon. Les travaux menés au CIRAD-CA sur la méthodologie de mesure AFIS en fonction de la précision recherchée pour les différents paramètres mesurés fibre à fibre, ont permis d'établir des abaques d'échantillonnage.

L'AFIS ne permet de mesurer avec fiabilité que les caractéristiques finales des fibres, cet outil est utilisé pour traiter des fibres sèches à des niveaux de maturité normalement rencontrés, pour lesquelles il a été calibré. De plus, lors de l'individualisation des fibres, des cassures de fibres peu remplies en cellulose peuvent intervenir.

Un paramètre important d'un point de vue technologique, mais que l'on ne prendra pas en compte dans notre analyse car non directement associé à un fonctionnement physiologique, est **la résistance** des fibres.

La résistance à la rupture de la fibre explique en grande partie la résistance du fil. Elle est mesurée sur des faisceaux de fibres parallèles, au stéломètre ou en chaîne HVI. La résistance des fibres est généralement exprimée en charge spécifique de rupture, communément appelée, dans le domaine textile, **la ténacité**, c'est à dire la charge de rupture exprimée en centinewtons (cN) rapportée à la masse linéique exprimée en tex (le tex étant la masse en g pour 1000m de fibres ou fil).

Les résultats de Hsieh (1995) indiquent que la résistance des fibres individuelles dépend du stade de développement de la fibre et de son dessèchement. La résistance à la rupture maximale ou ténacité chez la variété Acala SJ-2 est atteinte à 21 jours après anthèse. La charge absolue requise pour rompre les fibres (g) augmente avec le développement des fibres et atteint un niveau maximal vers 35 jours. L'augmentation de la taille et de la perfection de la structure cristalline de la cellulose offre seulement une explication partielle de la résistance. D'autres facteurs structuraux incluant l'orientation des microfibrilles, les liaisons hydrogènes inter-cristallines et inter-fibrilles doivent également y contribuer (Hsieh, 1996). Liu, (1998) n'a pas trouvé de corrélation significative entre résistance et teneur en cellulose de fibres matures de différentes espèces ou variétés lorsque la teneur en cellulose est supérieure à 80%.

III- Régulation trophique et règles de répartition

III-1- Relations sources – puits

Les processus photosynthétiques et de transfert des assimilats interagissent dans la plante. Lorsque la photosynthèse est faible, la quantité des assimilats disponibles à répartir est réduite. McArthur *et al.*, (1975) rapportent que des cotonniers maintenus dans l'obscurité durant 48H perdent la plupart de leurs fruits deux à trois jours après le traitement. Ils concluent que seulement un à deux jours de réserves en hydrates de carbone sont stockés dans les feuilles, et que les transferts d'assimilats cessent après ce temps. Les transferts ont également un effet sur la photosynthèse, car l'accumulation d'assimilats dans les feuilles inhibe la photosynthèse (Plaut *et al.*, 1987). Par ce mécanisme, les puits (tissus ou organes de la plante qui sont des importateurs d'assimilats) peuvent exercer un certain contrôle sur les sources : les producteurs d'assimilats (Gifford & Evans, 1981). L'augmentation de l'activité photosynthétique est corrélée positivement avec l'augmentation du rapport puits sur source (Quisenberry *et al.*, 1994).

La force de puits se définit par la capacité d'un organe à importer les assimilats nécessaires à ses besoins (in Schubert *et al.*, 1986). Le modèle de Minchin *et al.*, (1993) qui décrit le transport phloémique sur la base de différences osmotiques générant un flux visqueux en réponse à un gradient de pression fournit une interprétation mécanistique simple du concept de puits prioritaire. La force motrice du flux de sève élaborée est la différence de concentration en assimilats carbonés entre source et puits qui génère une différence de potentiel osmotique et de pression hydrostatique le long des tubes criblés.

III-2- Transferts d'assimilats au sein de la plante

Les sources d'assimilats pour les capsules en croissance d'une branche fructifère (BF) sont leur feuille associée, la feuille de la tige principale (à l'aisselle de la tige principale), les feuilles adjacentes dans la BF, et les feuilles des nœuds supérieurs alignés verticalement (Ashley, 1972 ; Constable & Rawson, 1982). Interviennent également leurs bractées et très faiblement les carpelles (Benedict & Kohel 1975).

Constable & Rawson (1980) ont introduit le concept selon lequel le cotonnier possède un pool d'assimilats auquel toutes les feuilles contribuent, particulièrement les feuilles de la tige principale du fait de leur grande taille par rapport aux feuilles des branches fructifères. La production d'assimilats des nœuds inférieurs n'est pas en phase avec la demande des capsules. Les feuilles des nœuds inférieurs présentent une surface inférieure et subissent l'ombrage des nœuds supérieurs. Wullschleger & Oosterhuis (1990) ont montré que l'activité photosynthétique des feuilles associées au nœud 10 atteignait un maximum juste avant la floraison de l'organe fructifère (soit une vingtaine de jours après le déroulement de la feuille), puis qu'elle déclinait durant la période de remplissage. Ces déphasages impliquent des mouvements importants d'assimilats entre et à l'intérieur des BF, ainsi que des réserves. Lorsqu'il y a exportation vers les capsules d'autres nœuds, le modèle de répartition se conforme à la phyllotaxie, mettant en évidence l'importance des connexions vasculaires (Constable & Rawson, 1982). Les relations vasculaires directes entre organes sont les voies privilégiées du transport des assimilats. Elles permettent de comprendre les relations préférentielles qui existent entre certaines sources et puits dans la plante. Ainsi les feuilles de la BF ont une connexion directe avec les fruits, et la plupart de leurs exportations en assimilats seront attribués à leur capsule adjacente (Constable & Rawson, 1980).

Le profil de surface foliaire au sein de la plante influence fortement le profil d'assimilation du carbone : durant la plus grande partie du cycle, la partie médiane du couvert contribue de façon majeure à la fixation de carbone de la plante (Constable & Rawson, 1980; Constable, 1986 ; Wullschleger & Oosterhuis, 1992). Le haut niveau lumineux et la forte

teneur en azote des feuilles qui favorisent l'assimilation de carbone par unité de surface foliaire ne semblent pas être suffisants pour compenser la faible surface foliaire du haut du couvert. Ainsi, le profil d'assimilation du carbone suggère que la petite taille des fruits du haut du couvert (Jenkins *et al.*, 1990b) peut être reliée à la moindre capacité des feuilles correspondantes à assimiler le carbone.

D'après Peoples & Matthews (1981), en absence de puits reproducteurs une redistribution importante des assimilats ^{14}C est observée. La feuille de la tige principale sert de feuille source à la partie inférieure de la plante. En absence de capsule sur la branche fructifère, la feuille de la première position fournit la partie végétative inférieure et supérieure, seul 10% reste dans la branche fructifère. Bien que la suppression partielle de capsules entraîne une réduction du rendement total, plus d'assimilats sont alors disponibles pour les autres capsules de la branche fructifère.

Krieg & Sung (1986) ont montré que le principal effet d'un stress hydrique était de réduire l'activité photosynthétique par la réduction de la surface foliaire et du taux de photosynthèse. Par contre, la répartition du flux d'assimilats n'est pas affectée par le stress hydrique, mais déterminée par la force des puits en présence.

Peu d'études chez le cotonnier ont porté sur les modalités de répartition entre et au sein des organes reproducteurs. Benedict *et al.*, (1980) ont montré que l'influx d'assimilats dans les organes reproducteurs en développement correspondait à leur taux d'activité métabolique. Une courbe en cloche est obtenue avec un maximum vers 31-32 jours après anthèse.

Dans notre étude, afin de déterminer la répartition des assimilats à court terme, nous utiliserons un marqueur de photosynthétats, l'isotope radioactif ^{14}C , qui permet de repérer la proportion d'assimilats carbonés allouée à chaque puits par rapport à la quantité totale produite.

On peut postuler que la quantité d'assimilats allouée à une capsule va dépendre *a priori*, à un moment considéré :

- de la quantité d'assimilats à répartir (du taux de photosynthèse, et de l'état des réserves)
- de la demande (ou force de puits) de la capsule
- et de la demande des autres capsules

Au sein de la capsule, les assimilats vont se répartir entre les carpelles, qui se développent durant les trois premières semaines, les graines et les fibres. Ces deux dernières structures se développant jusqu'à, pratiquement, ouverture de la capsule. En cas de demande supérieure à l'offre en assimilats, on peut se demander s'il va exister une priorité entre ces différents puits.

III-3- Abscission et re-mobilisation

Le cotonnier produit plus de sites fructifères que de capsules matures. Le pourcentage de fleurs qui se développent en capsules matures est important durant les premières semaines de floraison, puis diminue avec le cumul des sites fructifères. Le taux d'apparition de nouveaux sites fructifères est réduit durant la fin de la floraison et beaucoup des boutons floraux et jeunes capsules apparus avortent (Verhalen *et al.*, 1975 ; Kerby & Buxton, 1976).

De nombreux facteurs environnementaux induisent l'abscission des organes fructifères. Certains engendrent un stress nutritionnel affectant la fourniture de nutriments organiques en réduisant la photosynthèse ou encore le transport des assimilats de la feuille aux fruits. Une déficience en assimilats altère la balance hormonale des jeunes organes fructifères, ce qui augmente l'activité des cellulases et pectinases dans les zones d'abscission. La balance hormonale est aussi affectée et l'abscission augmentée par un stress induit par une blessure physique (insectes, maladies...). Egalement, un défaut de pollinisation peut intervenir, en raison de fortes températures ou humidité lors de l'anthèse (Guinn, 1998).

La sensibilité à l'abscission des organes reproducteurs est dépendante de l'âge. C'est durant les stades précoces de développement que la sensibilité est la plus forte (durant les 80 degrés-jours après l'apparition du bouton floral, et les 160 degrés-jours suivant l'anthèse ; température de base de 12°). Un âge limite de sensibilité de la capsule peut être défini vers 200-240 degrés-jours après anthèse (Crozat *et al.*, 1999). Cet âge limite peut être assimilé au stade limite d'avortement défini chez les légumineuses (de l'organe reproducteur, par extension, déterminé lorsqu'une des graines au moins a franchi son stade limite d'avortement ; Pigeaire *et al.*, 1986). Les organes reproducteurs ayant franchi ce stade deviennent des puits prioritaires pour la plante (Jeuffroy & Warembourg, 1991).

Dans cette étude, afin de simplifier l'analyse des phases d'élaboration des composantes du rendement et de la qualité des fibres, ainsi que des modalités de répartition des assimilats, nous avons choisi de réaliser un élagage des plantes

Seront maintenus sur la plante seulement les capsules en première position de chaque BF. Il sera possible ainsi 1) de réduire l'abscission qui est une réponse forte de la plante en condition de compétition pour les ressources, 2) de postuler de l'existence d'une hypothèse d'iso – répartition entre organes reproducteurs (pas d'effet de la position de la capsule) et 3) d'utiliser les dates d'apparition successive des organes reproducteurs dans la plante (en fonction des rangs ou nœuds) pour explorer les variations temporelles (approche dynamique avec une seule plante). Il sera toutefois nécessaire de valider expérimentalement l'effet de ce traitement sur le fonctionnement des plantes.

L'effet de la suppression partielle d'organes reproducteurs a été étudié sur la croissance végétative, reproductrice, le rendement et la qualité (Ehlig & LeMert, 1973 ; Patterson *et al.*, 1978, Pettigrew, 1992, 1994, 1995 ; Sadras, 1995 ; Jones *et al.*, 1996ab ; Heitholt, 1997 ; Holman & Oosterhuis, 1999). La perte de fruits modifie la répartition des nutriments de la plante en faveur des structures végétatives (incluant les racines), ce qui augmente la capacité de la culture à acquérir les nutriments, ce qui accroît le rendement potentiel ou "capacité de charge" de la culture. Des pertes précoces vont retarder la phase de fructification, mais n'entraîneront pas de réduction de rendement significative. Par contre, des pertes plus tardives vont réduire le rendement mais améliorer la qualité des capsules restantes en modifiant la répartition des assimilats et des ressources métaboliques au sein de la population de capsules présentes.

III-4- Compétition et répartition

Lors du développement des organes reproducteurs mis en place, la charge en demande de ressource de la partie reproductrice augmentant, la plante réduit la production de nouveaux nœuds : le taux de production de boutons floraux diminue et le taux d'abscission des fruits augmente. Ce phénomène est appelé : « cut-out » (Guinn, 1986) et la charge en fruits induisant une réduction de la production : « la capacité de charge » (Hearn & Constable, 1984).

De nombreux résultats indiquent que la corrélation négative entre croissance végétative et développement reproducteur, ainsi que les effets du remplissage des fruits sur la production de boutons floraux, seraient induits par la compétition pour les nutriments carbonés mais aussi azotés (Sadras, 1995).

Le déficit en carbone à long terme chez les plantes stressées en azote a été démontré et expliqué par « le syndrome du stress azoté » (Radin & Mauney, 1986). Il consiste en une réduction du taux d'expansion des feuilles, du taux photosynthétique par unité de surface foliaire, et modifie les réponses au stress hydrique. Pettigrew (1997) a montré que le déclin photosynthétique lors du « cut-out » pouvait être dû à la re-mobilisation des protéines de la feuille et particulièrement de l'enzyme RUBISCO (Ribulose biphosphate carboxylase

oxygénase), enzyme clé dans la photosynthèse, afin de fournir la demande en azote des graines en croissance.

Dans notre étude, nous n'analyserons que les effets d'une réduction des ressources carbonées, nous nous proposons de réduire l'assimilation nette de plantes entières par application d'un ombrage.

Baker *et al.*, (1973) ont suggéré pour la première fois que la demande de puits et le niveau d'offre étaient impliqués de façon combinée dans la détermination de la croissance et de la fructification de la plante. Ce concept a été intégré par la suite dans le modèle de simulation du fonctionnement du cotonnier GOSSYM (Baker *et al.*, 1983), ainsi que dans sa version actuellement la plus évoluée COTONS (Jallas, 1998).

Chaque jour du cycle de culture, le modèle COTONS évalue une offre et une demande en assimilats à l'échelle de la plante. Les éventuels déficits de l'offre en hydrates de carbone par rapport à la demande potentielle des organes en présence sont traduits en niveaux de stress carbonés. Les stress sont appliqués de façon différenciée entre les organes et se traduisent soit par une moindre croissance soit par l'abscission d'organes fructifères. La croissance s'arrête lorsque la production photosynthétique est entièrement consacrée à la croissance des capsules en place.

Le modèle COTONS est capable de simuler les retards de morphogenèse de la plante et de réduire le taux de croissance des fruits en réponse au stress carboné (et hydrique et azoté). Toutefois, la répartition des assimilats entre les capsules et au sein de chaque capsule est considérée comme homogène et les aspects trophiques de l'élaboration de la qualité de la fibre ne sont pas abordés.

Parmi les objectifs de l'étude, certains visent à remplir ces lacunes. Nous pensions utiliser directement le modèle de simulation COTONS. Des essais de simulation ont été réalisés mais les effets du traitement d'élagage sur le fonctionnement des plantes n'ont pu être reproduits malgré des ajustements de sensibilité à l'abscission (qui apparaît être différente selon la position de l'organe sur la branche fructifère) et de la répartition végétatif – reproductif.

Nous avons alors choisi de calculer à partir de nos données un indicateur de compétition trophique à l'échelle de la plante sur la base d'un rapport demande (charge en capsules) sur offre (taux de croissance de la plante). Grâce à un tel indicateur il est possible d'évaluer en fonction du temps lors du développement de chaque organe reproducteur le niveau de ressource globale de la plante.

Hypothèses de travail et démarche

Cette étude a pour objectif d'explorer le déterminisme trophique des composantes du rendement et de la qualité des fibres du coton.

D'après notre synthèse bibliographique, ces paramètres sont fortement affectés par les variables du milieu portant directement sur la photosynthèse (éclairage, concentration ambiante de CO₂), outre la température qui influence les processus métaboliques. Ce constat n'est *a priori* pas étonnant : en absence de stress physiologiques marqués, l'assimilation du carbone limite le rendement chez toutes les cultures. La qualité, par contre, n'est pas souvent associée au niveau de la production, ou sinon de façon négative avec une forte production.

Une des spécificités du coton est la composition chimique de la fibre, principale composante du rendement économique. Elle est constituée quasi exclusivement d'hydrates de carbone (89% de cellulose), et donc, des produits de la photosynthèse. La production de fibres est secondaire comparée à celle de la graine dans la stratégie de reproduction de la plante, et ne représente qu'une composante morphologique du fruit, développée par les sélectionneurs au cours de l'amélioration variétale.

En raison de sa croissance indéterminée, le cotonnier n'a pas de limite morphologique à son développement. Un nombre indéterminé d'organes fructifères sont mis successivement en place, chacun portant potentiellement des graines avec des fibres.

Ces spécificités du cotonnier laissent penser que la production de fibres (et leur qualité) dépend d'un jeu complexe de compétitions trophiques à l'échelle de l'organe fructifère, de la plante et du peuplement.

Nous avons délibérément choisi de ne pas étudier les effets de la température, ainsi que l'alimentation hydrique et minérale (principalement l'azote) dont les différents aspects sur l'élaboration de la qualité font l'objet d'études (approche agronomique et de modélisation) au département « Coton » du CIRAD-CA (Clouvel, 1998). L'aspect variétal ne sera pas étudié également, l'ensemble du travail sera réalisé sur une seule variété, DES 119 (*Gossypium hirsutum* L.). De fort potentiel de rendement, cette variété a été largement utilisée dans les expérimentations scientifiques et calibrée pour le modèle de simulation COTONS.

Notre étude vise à caractériser les relations entre l'état trophique de la plante, modulé par des traitements d'ombrage, et la production et qualité des fibres. La finalité de ce travail est cependant plus cognitive (physiologique) qu'appliquée (agronomique), en choisissant des échelles et environnements adaptés à l'analyse des interactions entre les organes.

Les échelles physiques de l'étude sont la plante entière (réduite par élagage à une seule série d'apparition d'organes fructifères pour simplifier le système) et ses organes fructifères. Toute compétition inter – plante (peuplement) a été éliminée et les phénomènes cellulaires et biochimiques ont été ignorés. L'échelle temporelle est celle de l'ontogénie de la plante, avec une focalisation sur la phase reproductrice.

Des environnements non limités par des stress (hydrique, thermique, éléments minéraux) ont été choisis pour permettre une expression de la seule contrainte étudiée : l'ombrage imposé au cours de la phase reproductrice. Les expérimentations ont été réalisées au champ et au phytotron. L'expérimentation au champ a pour but de valider les traitements choisis. Le contrôle des stress physiologiques n'étant pas entièrement possible au champ, une analyse en environnement contrôlé est privilégiée.

L'étude se sert de variables physiques et phénologiques pertinentes à l'élaboration du rendement en fibres : la croissance massique de la plante et de ses organes fructifères, les dates d'apparition et déhiscence des organes fructifères (ou abscission), le nombre d'unités (graines par capsule, capsules en remplissage par plante), la répartition de la matière sèche et des assimilats-¹⁴C. Ces variables seront également utilisées pour estimer les forces des puits.

Pour la caractérisation de la qualité des fibres, on se basera sur les paramètres technologiques liés à leur structure physique (longueur, finesse, maturité).

L'objectif principal de ce travail est d'explorer les limites explicatives de l'hypothèse trophique par rapport au rendement et à la qualité des fibres produites, en identifiant les étapes d'ajustement des puits aux ressources carbonées (mise en place et dimensionnement ou avortement des puits, répartition de la biomasse entre les puits...). Les résultats permettront d'améliorer des concepts de modélisation du cotonnier, visant éventuellement à développer des outils plus puissants de simulation.

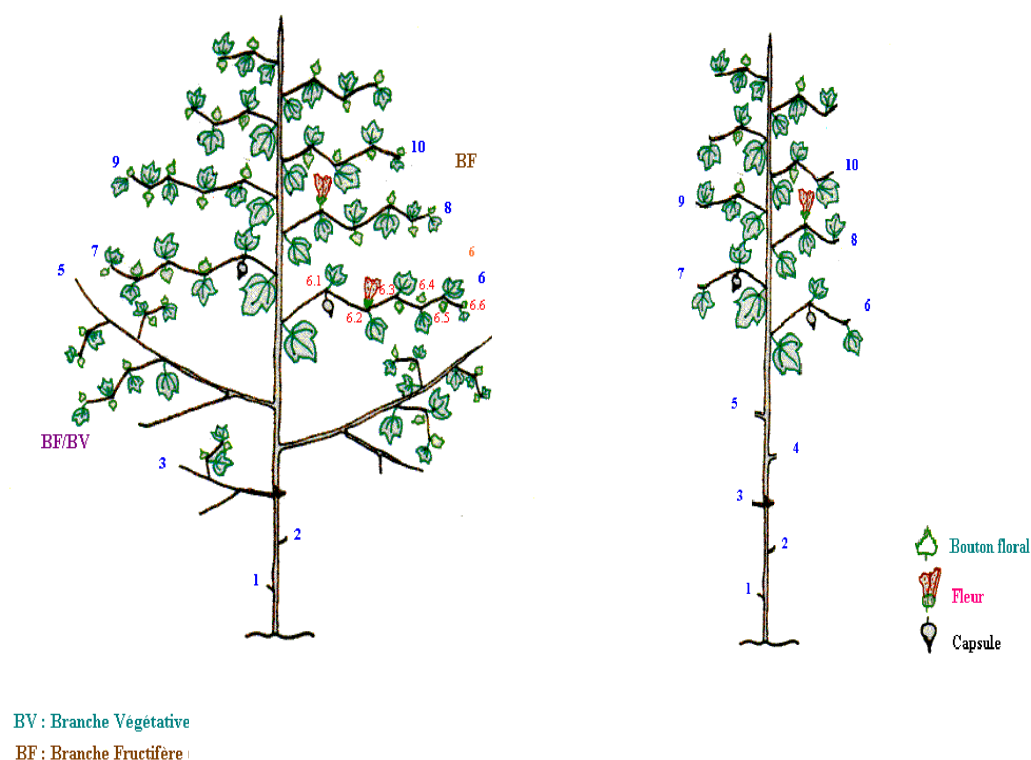


Figure 1.1 : Traitement d'élagage des plantes. Les ébauches de ramification (branches végétatives) ont été supprimées et les branches fructifères taillées de façon à ne garder que la première capsule, et trois feuilles



Photo 1 : Dispositif d'ombrage au champ constitué de cage toilée laissant passer environ 50 % du rayonnement incident

I- Comportement des plantes au champ (Thaïlande 1998) : Validation des traitements

Objectifs

Un premier dispositif expérimental a été mis en place au champ en Thaïlande en 1998. Ce premier chapitre est consacré à la caractérisation des effets des traitements (élagage et ombrage) sur le comportement des plantes au champ. Les aspects abordés traitent de la croissance, de la phénologie, du taux abscission, du rendement et qualité des fibres par plante.

Matériel et méthodes

Matériel génétique et conditions de culture

La variété DES 119 (*Gossypium hirsutum* L.) produite par la station expérimentale d'agriculture et foresterie du Mississippi (Delta Branch, Stoneville ; Bridge, 1986) a été utilisée. De maturité plutôt précoce, elle possède un fort potentiel de rendement.

Les expérimentations ont été réalisées sur un site de recherche de l'Université Kasetsart, à Suwan Farm, district de Pakchong, province de Nakon Rachasima en Thaïlande (latitude N 14,7°, longitude E 101,2°). Le climat est de type tropical sub-humide avec une pluviométrie annuelle de 1100 mm répartie de mai à octobre.

Les semis ont été réalisés en saison sèche, le 26 janvier 1998, en contre saison, afin de limiter la pression parasitaire. En contrepartie, une irrigation était nécessaire, elle n'a pu être réalisée qu'une fois par semaine en raison des rotations imposées du système d'irrigation, d'abord au sprinkler, puis par gravité. L'utilisation de deux tensiomètres (placés à 35 cm et 65 cm dans le sol) a permis de mettre en évidence des variations de la tension hydrique du sol à l'emplacement mesuré, mais sans pouvoir juger de l'homogénéité sur l'ensemble des parcelles et de l'impact réel sur les plantes (**Annexe I a**). Il n'a pas été noté de manifestation de stress hydrique par les plantes. La densité de semis était de 4 plantes m⁻² (0,20 m x 1,25m). Le semis a été réalisé manuellement en poquets de quatre graines. Un démariage a été réalisé 30 jours après semis (stade 5-6 feuilles émises sur la tige principale) pour ne laisser qu'une plante par poquet.

La fertilisation a été assurée par l'apport de 180 kg ha⁻¹ d'azote sous forme d'urée apporté en trois fois et 60 kg ha⁻¹ de P et K. Les adventices ont été contrôlées par un herbicide de prélevée et des désherbages manuels. Les traitements insecticides ont été appliqués une fois par semaine (matières actives : monocrotophos, endosulfan, amitraz). Un régulateur de croissance (PIX, 1L ha⁻¹) a été appliqué selon la culture courante 4 mois après semis (ou 1760°Cjas, degrés-jours après semis, température de base 13°C) pour favoriser la récolte avant le début des pluies.

Dispositifs expérimentaux d'élagage et d'ombrage

Sur la parcelle, 4 placettes de 50 plantes (25 plantes consécutives sur 2 lignes de semis) ont été repérées. Sur ces plantes, les ébauches de ramification (branches végétatives) ont été supprimées et les branches fructifères taillées de façon à ne garder que la capsule en première position de chaque branche, sa feuille axillaire, ainsi que la feuille axillaire de la deuxième position. L'objectif était de simplifier l'architecture de la plante en ne gardant qu'une seule série d'apparition successive d'organes fructifères (**Figure 1.1**). L'élagage a été réalisé en continu à partir de l'apparition du premier bouton floral vers 500°Cjas (taille et contrôle des repousses trois fois par semaine). 40 plantes non élaguées ont également été repérées afin de réaliser une comparaison de croissance (témoin non élagué). Pour cela des prélèvements destructifs ont été réalisés (10 plantes par prélèvement et traitement élagué et non élagué) à 1160, 1384, 1615 et 2237°Cjas (masse sèche des parties végétatives aériennes et reproductives après 4 jours à 70°C, surface foliaire par planimètre).

L'ombrage a été appliqué à 1384°Cjas lorsque le 14^e site fructifère était à floraison, afin de disposer d'une large gamme d'âges de capsules sur la plante. Sur 2 des placettes en plantes élaguées ont été disposées des cages toilées (4m de long, 2,5m de large et 2m de haut). La toile tissée laissait passer environ 50% du rayonnement incident (contrôlé et suivi par des pyranomètres, enregistrements horaires) (**Photo1**). L'ombrage a été maintenu jusqu'à la fin de l'expérimentation (2237°Cjas). Le choix d'une grande cage a été motivé par l'obtention d'une meilleure stabilité des conditions climatiques sous ombrage, ainsi qu'une facilité d'accès pour les observations et les traitements. La toile recouvre le sommet et les côtés de la cage à l'exception d'un espace de 50 cm au dessus du sol laissé découvert pour permettre la circulation de l'air à l'intérieur de la cage.

La température de l'air au sein des plantes (partie inférieure et supérieure du couvert) a été enregistrée grâce à des thermocouples. Avant ombrage, une variabilité de température s'observe entre plantes pour une même position. Un effet position au sein de la plante est mis en évidence. Avec l'ombrage, il n'apparaît pas d'effet significatif. Les différences entre positions et plantes se réduisent par la suite, probablement en raison du développement du couvert (**Annexe 1 b**).

La réduction directe de l'assimilation nette des plantes a été confirmée par une mesure ponctuelle du taux de photosynthèse de plantes entières avec et sans ombrage (**Annexe II**).

Deux prélèvements destructifs (10 plantes) ont été réalisés sur le traitement ombré à 1615 et 2237°Cjas, les prélèvements des plantes élaguées servant de témoin au traitement d'ombrage. 10 plantes par placette ont été sélectionnées sur les 4 placettes, sur lesquelles ont été réalisé jusqu'à la fin de l'expérimentation un suivi phénologique de tous les sites fructifères présents sur la plante. Les sites fructifères sont référés par nœud de la tige principale, en commençant par les cotylédons (noté nœud 0). Pour chaque site fructifère, ont été déterminées la date d'apparition du bouton floral, d'ouverture de la fleur (anthèse), d'ouverture de la capsule (déhiscence), ou éventuellement, d'abscission.

Rendement et qualité des fibres

Sur les 10 plantes par placette utilisées pour les suivis phénologiques, les capsules arrivées à maturité ont été récoltées dès leur déhiscence. Les capsules prises individuellement ont été séparées en carpelles, graines et fibres, et pesées après un séchage de 4 jours à 40°C (pour ne pas abîmer les fibres), les graines ont été dénombrées.

Parmi ces 10 plantes, 5 avec une large gamme de capsules présentes à la fin de la récolte ont été sélectionnée pour l'analyse de la qualité. Lors de la préparation des fibres, par capsule ont été confectionnés 4 échantillons de 0,1g de fibres. Les résultats donnés sont la moyenne de ces 4 mesures par capsule. Les analyses de fibres ont été réalisées sur l'AFIS (Advanced Fiber Information System de Zellweger Uster Inc. Knoxville, USA), par le module F&M qui permet de traiter en même temps la longueur et la maturité. Pour rappel, les paramètres retenus dans l'analyse sont :

- la longueur moyenne (L_n)
- le taux de fibres courtes (SFC_n)
- les quantiles correspondants aux fibres les plus longues ($L_{2.5\%n}$ ou longueur dépassée par les 2.5% des fibres les plus longues par nombre)
- le taux de fibres immatures ($IFF\%, 100 \cdot P(\theta < 0.25)$)
- le rapport de maturité ($MR, (MFF - IFF) / 200 + 0.7$)
- la finesse linéique (en mtex, $area \cdot \text{masse spécifique du coton} = area \cdot 1.52$)

Traitement statistique et présentation des graphiques

Le traitement statistique des données a été fait avec le logiciel SAS version 6.12 pour Windows (SAS Institute, Cary, NC, USA). Les analyses de variance ont été faites avec la procédure GLM (*General Linear Model*). Les effets des deux traitements (élagage et ombrage) ont été testés indépendamment.

L'ensemble du cycle de croissance du cotonnier est dépendant de la température : la somme de températures nécessaire pour passer d'une phase à l'autre est relativement constante pour un génotype donné. C'est pourquoi il est possible d'établir le cycle de fonctionnement du cotonnier en fonction d'une somme de température. Un temps thermique après semis ($^{\circ}\text{Cjas}$) est utilisé comme échelle de temps pour le développement de la plante, un temps thermique après anthèse ($^{\circ}\text{Cjaa}$) est utilisé pour celui de la capsule. Le temps thermique est calculé pour chaque jour en faisant la différence entre la température moyenne de l'air et la température de base estimée à 13°C . Généralement, la température de base peut être considérée comme une caractéristique d'une espèce, mais chez le cotonnier une large gamme de température de base allant de 10° à $15,5^{\circ}\text{C}$ a été reportée dans la littérature (Young *et al.*, 1980 ; Hearn & Constable, 1984 ; Mauney, 1986).

Résultats et discussion

I-1- Comportement des plantes avec ou sans élagage

L'élagage a été réalisé dès l'apparition du premier bouton floral, vers 500°Cjas . Des effets significatifs sur les masses sèches sont observés à partir du deuxième prélèvement réalisé à 1384°Cjas . Les plantes élaguées présentent une masse sèche végétative aérienne supérieure et une masse sèche d'organes reproducteurs inférieure à celles des plantes non élaguées (**Tableau 1.1**).

L'élagage a induit un accroissement de la croissance végétative de la plante (aussi bien en masse sèche de tiges que de feuilles, données non montrées). Bien que moins de feuilles aient été mises en place, des surfaces foliaires similaires par plante sont observées, ce qui implique que les feuilles des plantes élaguées présentaient des tailles plus importantes. L'augmentation de la croissance végétative de plantes indéterminées, pour lesquelles la charge en fruits a été empêchée ou retardée, a été largement étudiée et expliquée en terme d'interactions nutritionnelles et hormonales entre les parties de la plante (Guinn, 1986). Des surfaces foliaires plus larges avaient également été observées chez des plantes pour lesquelles les boutons floraux avaient été supprimés (Sadras, 1996).

Le nombre de sites reproducteurs a été réduit, puisque limité à une seule série d'apparition successive, pourtant à la fin de l'expérimentation les masses d'organes reproducteurs ne sont pas significativement différentes entre traitements. Ce résultat peut s'expliquer par la limitation imposée du nombre de puits reproductifs par plante qui a induit moins d'abscission, une production plus homogène (moins d'organes immatures sont présents sur les plantes élaguées à la fin de l'expérimentation) et des capsules en moyenne plus grosses (**Tableau 1.2**).

Il apparaît que l'élagage a induit une modification du rapport puits sur source à l'échelle de la plante, qui s'est avérée favorable à la production fructifère.

Tableau 1.1 : Evolution des caractéristiques des plantes avec ou sans élagage : Matière sèche végétative et reproductrice par plante (g), surface foliaire (cm²), nombre de feuilles et de capsules par plante.

^a Erreur standard de la moyenne de 10 plantes par date et traitement

^b Pour une date donnée, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

Traite ment	°Cj après semis	Organes végétatifs Matière sèche (g)	Organes reproducteurs		Surface foliaire (cm ² plante ⁻¹)	Nombre de feuilles	Nombre de capsules (immatures et ouvertes)
			Matière sèche (g)	Fraction du total			
Non élagué	1160	51,2 ± 4,0 ^{a,b}	27,7 ± 2,2a	35,1 ± 1,3a	4715 ± 253a	73,8 ± 6,2a	17,9 ± 1,4 a
Elagué		56,7 ± 4,1a	22,2 ± 1,4a	28,2 ± 1,5b	4010 ± 164b	39,7 ± 0,9b	8,1 ± 0,3 b
Non élagué	1384	57,1 ± 3,2b	61,7 ± 3,6a	52,0 ± 1,2a	4283 ± 285a	77,2 ± 4,9a	18 ± 1,1 a
Elagué		77,7 ± 8,2a	40,2 ± 2,6b	34,1 ± 3,0b	4752 ± 418a	46,3 ± 1,7b	9,4 ± 0,9 b
Non élagué	1615	61,7 ± 5,7 b	88,0 ± 5,3a	58,8 ± 1,4a	4675 ± 410a	82,7 ± 6,0a	19,2 ± 1,6 a
Elagué		90,8 ± 10,7a	67,0 ± 3,7b	42,4 ± 2,3b	5153 ± 404a	47,3 ± 1,9b	11,8 ± 0,5 b
Non élagué	2237	58,0 ± 5,0 b	108,4 ± 5,8a	65,2 ± 2,4a	non déter.	non déter.	23,4 ± 1,8 a
Elagué		95,6 ± 8,8 a	91,3 ± 10,5a	48,8 ± 3,4b	non déter.	non déter.	13 ± 1,3 b

Tableau 1.2 : Production par plante à la fin de la récolte avec ou sans élagage

^a Erreur standard de la moyenne de 10 plantes par traitement

^b Pour une date donnée, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

* dont 4 sur les branches végétatives

Traitement	Nombre de branches végétatives	Nombre de branches fructifères	Nombre de capsules récoltées	Nombre de capsules vertes	Nombre de boutons floraux	Masse moyenne d'une capsule récoltée
Non élagué	2	18,1 ± 0,8 ^{a,b}	19* ± 4,2a	4,4 ± 2,0a	15,6 ± 3,4a	5,4 ± 0,2b
Elagué	0	24,4 ± 1,2b	10,3 ± 3,2b	2,7 ± 0,5a	1,5 ± 0,5b	7,65 ± 0,8a

I-2- Comportement des plantes élaguées avec ou sans ombrage

I-2-1- Croissance

Des réductions significatives de la masse sèche végétative aérienne sont observées dès 230°Cj après l'application de l'ombrage (1615°Cjas), alors qu'une réduction de la masse sèche des organes fructifères n'est observée qu'en fin de l'expérimentation à 2237°Cjas (**Tableau 1.3**). La réduction de la masse sèche des feuilles, 230°Cj après ombrage, est reliée à une réduction de la surface foliaire à l'échelle de la plante et à une réduction de la masse surfacique.

La fraction de masse des organes reproducteurs sur la masse totale n'est pas modifiée par le traitement d'ombrage. La réduction de croissance des plantes n'a pas entraîné de modification de la distribution de masse sèche entre les parties végétative et reproductrice. L'application d'un régulateur de croissance (1760°Cjas) ayant perturbé la croissance de la plante, une analyse plus fine des effets de l'ombrage sur la croissance de la plante sera réalisée à partir des expérimentations en milieu contrôlé (Chapitre 2.1.1).

I-2-2- Phénologie

De nouveaux boutons floraux sont apparus de 500°Cjas jusqu'à environ 2000°Cjas. Le taux d'apparition des boutons floraux apparaît décroissant sur l'ensemble de l'expérimentation pour les deux traitements, avec une réduction plus marquée vers 1300 – 1500 °Cjas (**Figure 1.2 a**). Cette réduction correspond au moment où le nombre de capsules en remplissage par plante (charge en capsule) était le plus important (**Figure 1.2 b**). En fin d'expérimentation le régulateur de croissance a dû entraîner un arrêt de la croissance et de la mise en place des organes fructifères (**Figure 1.2 a**).

L'application de l'ombrage (1384°Cjas) qui se situe peu de temps avant le moment où la charge maximale en capsules par plante a été atteinte, induit une réduction de ce nombre de capsules en remplissage par plante, 14 pour le témoin contre 12 pour l'ombré (**Figure 1.2 b**). Ce moment où la charge en capsule est maximale, qui induit un arrêt temporaire du rythme d'apparition des boutons floraux est communément nommé le « cut-out ». L'ombrage n'affecte pas le moment du « cut-out » mais son intensité, des valeurs plus faibles de taux d'apparition des boutons floraux sont alors observées chez le traitement ombré.

I-2-3- Abscission

Le taux d'abscission a été plus important sur les plantes ombrées. Au total, en moyenne 8,5 organes ont chuté par plante ombrée contre 6,2 par plante témoin (**Figure 1.3 a**). Le plus fort taux d'abscission pour le traitement ombré s'observe vers 1500°Cjas, au moment où la charge en capsule est la plus élevée et le rythme d'apparition le plus faible.

La sensibilité à l'abscission de l'organe fructifère est fonction de son âge, et c'est juste après la floraison que sa sensibilité est la plus forte (Constable, 1991 ; Crozat *et al.*, 1997 ; 1999). La probabilité d'abscission d'un organe pour un rang donné, exprimée en fonction de la date de floraison du rang (donc du moment de plus forte sensibilité), augmente sous ombrage, tandis que pour le témoin se sont les organes qui ont fleuri pendant et après le « cut-out » qui présentent la plus forte probabilité d'abscission (**Figure 1.3 b**).

La probabilité d'abscission pour un organe à un rang donné est corrélée négativement avec le rythme d'apparition des boutons floraux au moment de la floraison du rang (**Figure 1.3 c**). Ainsi, avec l'augmentation de la charge en capsules la compétition vis à vis des ressources augmente dans la plante ce qui induit conjointement la réduction de l'apparition de nouveaux puits et l'augmentation de la chute des puits présents les plus sensibles à l'abscission.

Tableau 1.3 : Caractéristiques des plantes avec ou sans ombrage^a Erreur standard de la moyenne de 10 plantes par date et traitement^b Pour une date donnée, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%**a) Matière sèche végétative et reproductrice par plante (g)**

Traitement	°Cj après semis / ombrage	Organes végétatifs		Organes reproducteurs	
		Tiges	Feuilles		
		Matière sèche (g)	Matière sèche (g)	Matière sèche (g)	Fraction du total (%)
Témoin	1160 / -225	29,2 ± 2,6	27,4 ± 1,5	22,2 ± 1,4	28,2 ± 1,5
Témoin Ombré	1615 / 230	45,4 ± 6,1a	45,4 ± 4,9a	67,0 ± 3,7a	42,4 ± 2,3a
		29,7 ± 2,7b	31,0 ± 3,3b	55,6 ± 2,8a	47,8 ± 2,3a
Témoin Ombré	2237 / 853	61,3 ± 8,3a	37,3 ± 4,7a	91,3 ± 10,5a	47,7 ± 4,1a
		41,5 ± 2,8b	46,0 ± 2,5a	69, ± 4 2,7b	44,2 ± 0,8a

b) Surface foliaire (cm²), nombre de feuilles par plante, et masse foliaire spécifique (mg cm⁻²)

Traitement	°Cj après semis / ombrage	Surface foliaire par plante (cm ²)	Nombre de feuilles par plante	Masse foliaire spécifique (mg cm ⁻²)
Témoin	1615 / 230	5153 ± 404a	47,3 ± 1,9a	8,7 ± 0,3a
Ombré		4004 ± 365b	43 ± 2,3a	7,7 ± 0,2b

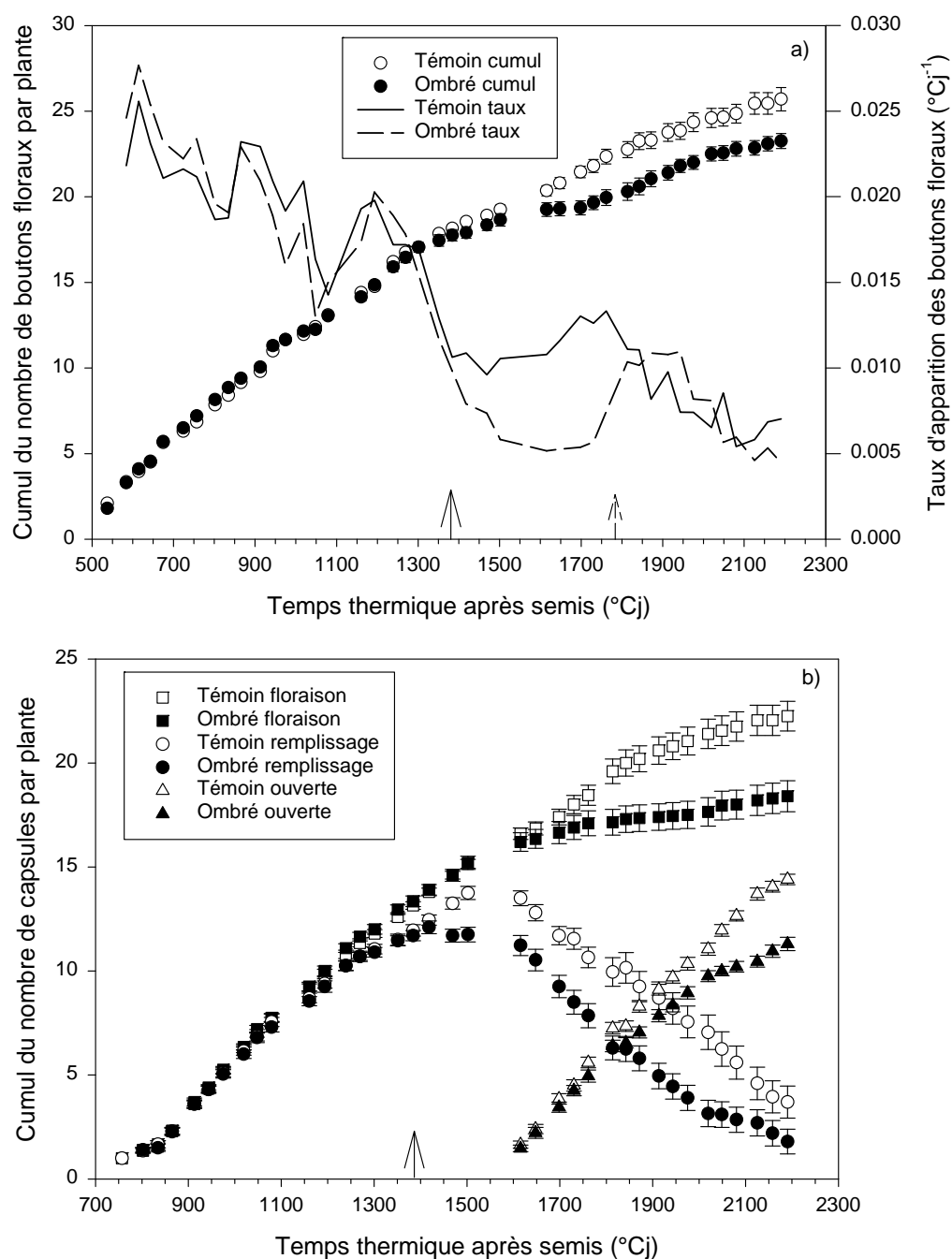


Figure 1.2 : Effets de l'ombrage sur l'apparition de nouveaux organes fructifères

a) Evolution du nombre de boutons floraux et rythme d'apparition des boutons floraux par plante

b) Evolution de la floraison, du nombre de capsules en remplissage (remplissage au sens large délimité de la floraison à l'ouverture de la capsule) et du nombre de capsules ouvertes par plante

La flèche pleine marque la date d'application de l'ombrage (1384°Cjas), en tiret l'application du PIX (1760°Cjas)
Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne de 20 plantes

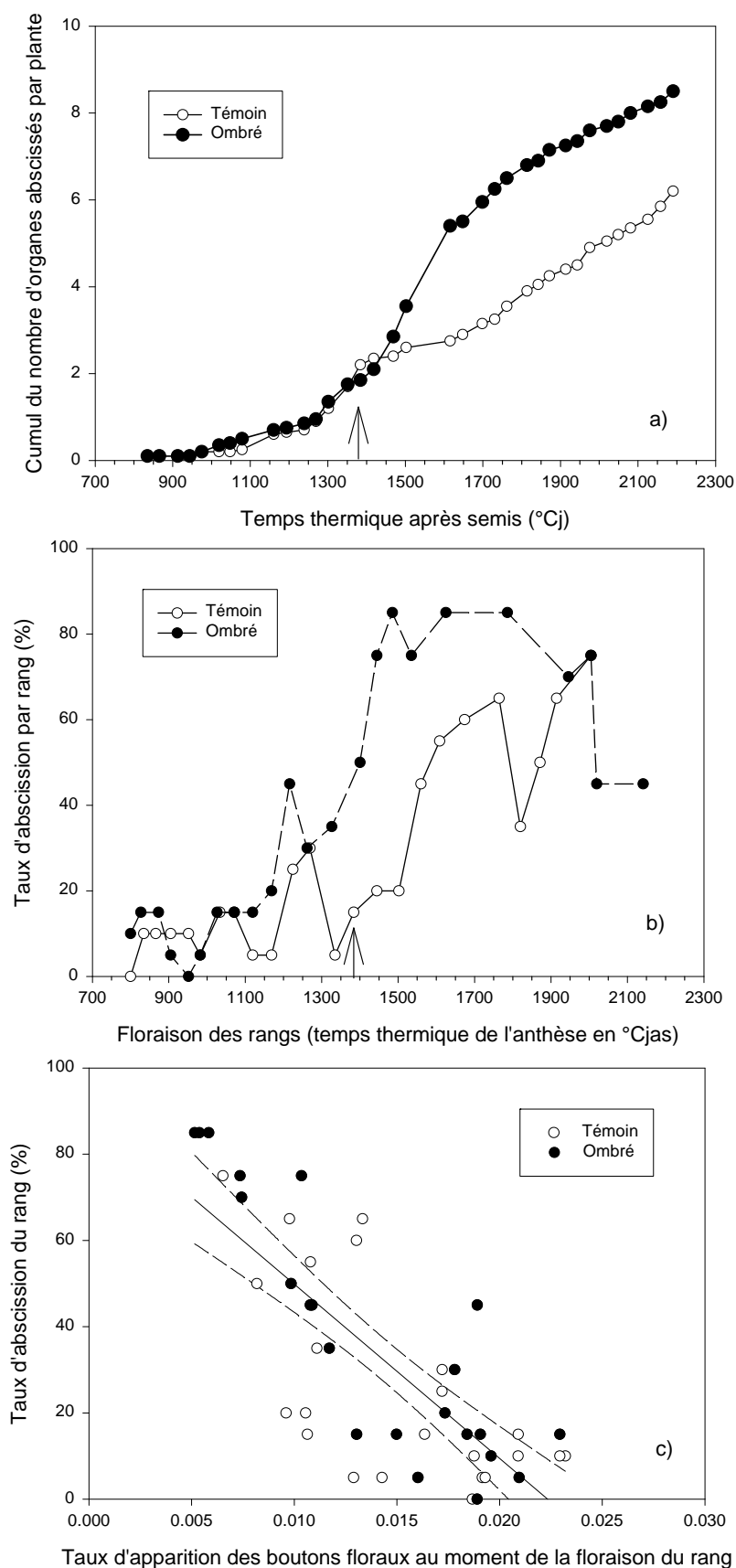


Figure 1.3 : Effet de l'ombrage sur l'abscission des organes fructifères

a) Evolution du nombre d'organes abscisés par plante

b) Probabilité d'abscission d'un organe en fonction de sa date de floraison

La flèche marque la date d'application de l'ombrage (1384°Cjas)

c) Relation entre la probabilité d'abscission d'un organe à un rang donné et le taux d'apparition des boutons floraux au moment de la floraison du rang

Relation linéaire, $R^2=0,62$, $P<0,001$

I-2-4- Rendement

Le « cut-out » peut être défini par l'atteinte de la charge maximale en capsules par plante. En culture de production, il délimite la floraison utile, c'est à dire l'ouverture de la dernière fleur efficace (Hearn & Constable, 1984), susceptible de donner une capsule récoltable. Il marque également l'arrêt de production de boutons floraux, et de façon plus générale l'arrêt de croissance végétative de la plante, présentée sur la **figure 1.4** en terme de hauteur des plantes.

Le nombre final de capsules récoltées résulte de la capacité potentielle de production de sites fructifères (nombre de boutons floraux émis) moins le nombre d'organes avortés pendant la croissance. A l'échelle de la plante, en fin d'expérimentation plus de capsules ont été récoltées chez le traitement témoin, en rapport avec un nombre plus important de boutons floraux émis et un plus faible nombre d'organes ayant chutés (**Tableau 1.4**).

A l'échelle de la capsule, une réduction de la masse sèche moyenne à récolte est observée, qui apparaît liée à une réduction de la masse sèche moyenne des carpelles et non de celles des graines et fibres (**Tableau 1.5**).

Chez le témoin, la masse sèche à récolte par capsule au moment de leur ouverture, présente des valeurs relativement stables et une chute s'observe uniquement pour les dernières capsules récoltées (**Figure 1.4**). Tandis que pour le traitement ombré, la masse sèche à récolte des capsules se réduit progressivement, avec en parallèle un retard de la date d'ouverture par rapport au témoin. Sous ombrage, un retard de maturité avait été observé chez le cotonnier (Cosico & Abrina, 1992 ; Pettigrew, 1994).

Pour la masse sèche de fibres à récolte, la réduction est marquée de la même façon pour les deux traitements pour les dernières capsules récoltées. Des valeurs supérieures ponctuelles de masse sèche de fibres par capsule sont observées chez le témoin, mais qui n'apporte pas en moyenne sur la récolte de différences significatives entre traitements (Tableau 1.5).

Le nombre moyen de graines par capsule n'est pas affecté par le traitement d'ombrage. A l'échelle de la graine, la masse sèche de fibres présente une réduction significative en condition ombrée. Par contre cet effet n'est pas observé pour la masse moyenne d'une graine, la distribution de masse entre graines et fibres au sein du coton-graine est donc affectée par l'ombrage, favorisant la graine.

I-2-5- Qualité des fibres

Les paramètres moyens de longueur des fibres à récolte ne sont pas affectés par l'ombrage, que ce soit en terme de longueur moyenne, fraction de fibres courtes et longueur de la fraction de 2,5% des fibres les plus longues. Toutefois, d'après la bibliographie, la longueur des fibres serait principalement réduite par des températures froides (Gipson & Ray, 1969 ; Haigler et al., 1991), et par une contrainte hydrique appliquée peu de temps après l'anthèse (Marani & Amirav, 1971 ; Shimshi & Marani, 1971). L'impact des périodes de contraintes hydriques observées (Annexe I a) ne peut être ni rejeté ni analysé dans cette étude. Une analyse plus fine de ces paramètres de qualité, capsule par capsule, sera entreprise sur les expérimentations en milieu contrôlé.

Par contre, les paramètres moyens liés au degré d'épaississement des fibres, mesurés en terme de finesse linéique et de taux de maturité, présentent des valeurs significativement inférieures pour le traitement ombré. Le degré d'épaississement en cellulose des fibres, fonction du dépôt de photosynthétats polymérisés durant le remplissage doit être effectivement plus sensible aux facteurs environnementaux affectant le taux de photosynthèse, comme ici l'éclairement.

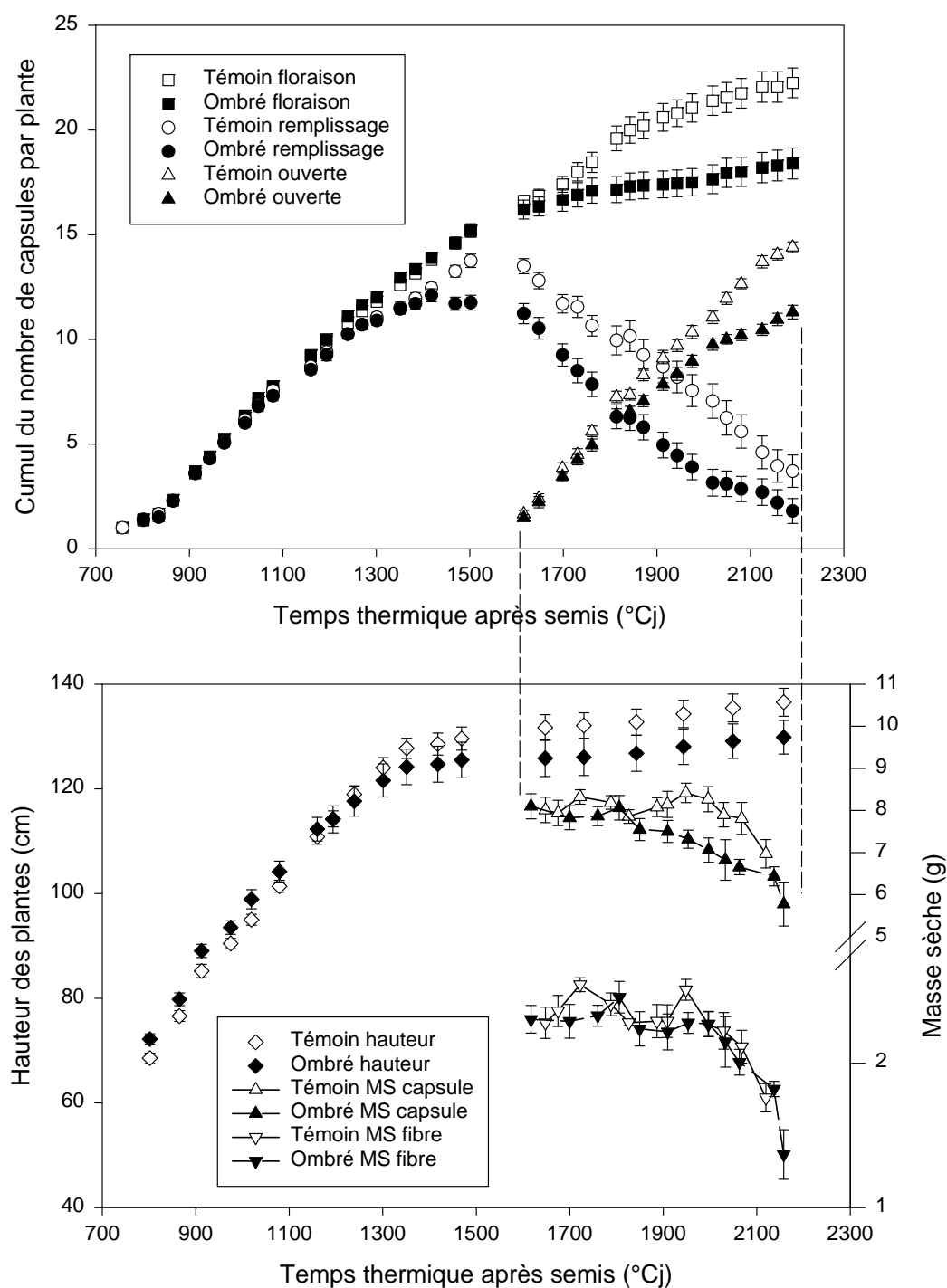


Figure 1.4 : Dynamique de production de différents types d'organes fructifères par plante
a) Dynamique de la floraison, du nombre de capsules en remplissage et du nombre de capsules ouvertes par plante
b) Evolution de la hauteur, et de la masse sèche (MS) des capsules et fibres par capsule à récolte en fonction de leur date d'ouverture
 Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne de 20 plantes

Tableau 1.4 : Rendement par plante à fin récolte avec ou sans ombrage (moyenne sur 20 plantes par traitement)

^a Entre traitement, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

Traitement	Nombre de boutons floraux	Nombre d'organes abscissés	Nombre de capsules récoltées	Masse de capsules récoltées
Témoin	25,7 a ^a	6,2 b	14,4 a	113,2 a
Ombré	23,9 b	8,5 a	11,6 b	82,5 b

Tableau 1.5 : Rendement par capsule à récolte avec ou sans ombrage (moyenne sur 10 plantes échantillonnées parmi les 20 précédentes)

^a Entre traitement, les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

Paramètre	Témoin	Ombré
Masse capsule	8,0 a ^a	7,3 b
Masse carpelles	2,3 a	1,8 b
Nombre de graines	31,1 a	31,1 a
Masse graines	3,4 a	3,3 a
Masse fibres	2,3 a	2,2 a
Masse moyenne d'une graine	0,108 a	0,106 a
Masse moyenne de fibres par graine	0,074 a	0,07 b
Longueur moyenne	25,5 a	25,1 a
Fraction de fibres courtes	15,6 a	15,8 a
Longueur de la fraction la plus longue	39,8 a	39,7 a
Finesse linéique	190,5 a	186,8 b
Taux de maturité	0,94 a	0,93 b

Conclusion

Cette première expérimentation au champ a permis de mettre en évidence la validité et les limites des traitements choisis.

En premier lieu, le traitement d'élagage a modifié la distribution de masses sèches entre végétatif et reproducteur, mais il a permis d'optimiser la production de capsules. Moins d'abscissions ont eu lieu sur les plantes élaguées, une production plus homogène et des capsules en moyenne plus grosses (donc plus proches de leur potentiel) ont été obtenues. En plus des modifications source – puits, les conséquences (non mesurées) de l'élagage ont été d'homogénéiser la répartition de la lumière au sein de la plante en réduisant l'auto-ombrage par limitation de la croissance des branches fructifères, mais également la réduction de la compétition inter – plante en limitant la couverture du feuillage. Il est évident que dans ces conditions, le dispositif expérimental est très éloigné d'un dispositif classique de production, mais son objectif se situe dans une approche de compréhension de mécanismes et non de diagnostic agronomique.

En ce qui concerne le traitement d'ombrage, l'objectif était d'altérer le fonctionnement de la plante durant son développement reproducteur en réduisant son assimilation nette.

Le taux de croissance des plantes est réduit à la suite de l'application de l'ombrage, mais la distribution de masse sèche entre parties végétative et reproductrice ne semble pas affectée par la réduction des ressources. Sous ombrage, le rendement en terme de nombre de capsules récoltées est réduit : moins de sites fructifères ont été émis et plus d'abscissions d'organes ont eu lieu. L'analyse en dynamique de production d'organes fructifères indique que l'ombrage appliqué peu avant le « cut-out » (moment de charge maximale en capsules de la plante), a accentué son intensité. L'ombrage a ainsi induit à ce moment et de façon concomitante une réduction plus marquée du taux d'apparition de boutons floraux et une augmentation de l'abscission. Il sera préférable dans la suite des expérimentations d'appliquer l'ombrage plus tôt lors du développement reproducteur, bien avant le « cut-out » mais en disposant également d'une charge en capsules significative.

L'ombrage a induit une réduction du rendement à l'échelle de la capsule. Des trois composants de la capsule, ce sont les carpelles qui apparaissent les plus affectées par cette réduction de masse, sûrement au profit du coton-graine. En moyenne sur la récolte, les composantes réduites de façon significative par l'ombrage sont la masse de fibres par graine, et le degré de remplissage des fibres mesuré par la finesse linéique et le taux de maturité. Les paramètres de longueur des fibres ne sont pas affectés par l'ombrage.

Dans cette première expérimentation, l'intervention de contraintes dues à l'itinéraire cultural (application d'un régulateur de croissance) et aux rotations d'irrigations (régime hydrique limitant) n'a pas permis une analyse poussée des effets de l'ombrage. Une analyse plus fine de la chronologie de mise en place des composantes, de leurs interactions et relations massiques nécessite de travailler par la suite en conditions contrôlées.



Photo 2 : Dispositif de réduction de l'éclairement au phytotron

II- Comportement des plantes élaguées en milieu contrôlé (Phytotron 1999-2000) : Elaboration du rendement et de la qualité des fibres

Objectifs

Dans une première partie, l'analyse porte sur le comportement des plantes élaguées au phytotron avec ou sans ombrage. Les objectifs sont de :

- **caractériser les effets de l'ombrage sur la croissance et la répartition des assimilats, sur la phénologie et l'abscission**

- **déterminer un indice de compétition pour les assimilats à l'échelle de la plante.**

Une deuxième partie est consacrée aux effets de l'ombrage sur l'élaboration du rendement en fibres et de la qualité à l'échelle de la capsule. A cette échelle, les objectifs sont de :

- **caractériser les effets de l'ombrage sur la répartition des assimilats et les dynamiques de masse des composants de la capsule**

- **mettre en évidence les phases de sensibilité des composantes du rendement et des paramètres de qualité à l'ombrage, en terme de chronologie de formation**

Matériel et méthodes

Conditions de culture et élagage

De même que pour l'expérimentation au champ en 1998, la variété DES 119 (*Gossypium hirsutum* L.) a été utilisée.

Quatre graines ont été semées par pot de 5 litres contenant un mélange de 70% de terre limoneuse, 18% de terreau (Neuhaus N°9, Bolzano, Italie) et 12% de sable. Les pots étaient recouverts d'une feuille d'aluminium afin de limiter l'évaporation, et irrigués quotidiennement avec une solution nutritive complète (**annexe III**). Avant chaque irrigation, les pots ont été pesés et le volume d'eau d'irrigation ajouté de façon à remplacer la quantité perdue. Cette procédure a servi à calculer la transpiration des plantes. Un apport ponctuel de 1,5g par pot d'engrais NP (18-46) a été réalisé une semaine après semis, puis à un mois et à deux mois après semis.

Les conditions de culture à l'intérieur du phytotron étaient de 27/24°C en températures jour/nuit et de 70 – 80% d'humidité relative de l'air. L'éclairage était fourni par des lampes HQI NDL ($600 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ au sommet des plantes, à une distance d'un mètre des lampes maintenue constante par ajustement en fonction de la croissance des plantes) sur une photopériode de 12H. La levée a été observée 2 à 3 jours après le semis. Au stade deux feuilles, trois plantes sur les quatre semées par pots ont été supprimées. Trois fois par semaine, la disposition des pots a été changée, afin de ne pas laisser les mêmes plantes sur les rangs de bordure. La distance maintenue entre les pots a permis d'éviter tout contact entre plantes.

De même qu'au champ les plantes ont été élaguées, et ainsi également n'a été gardée qu'une seule série d'apparition successive d'organes fructifères (cf. Figure 1.1).

Pour chaque site fructifère, ont été déterminées les dates d'apparition du bouton floral, d'ouverture de la fleur (anthèse), d'ouverture de la capsule (déhiscence), ou éventuellement d'abscission.

Un temps thermique après semis (**°Cjas**) est utilisé comme échelle de temps pour le développement de la plante, un temps thermique après anthèse (**°Cjaa**) est utilisé pour celui de la capsule. Le temps thermique est calculé pour chaque jour en faisant la différence entre la température moyenne de l'air et la température de base de 13°C.

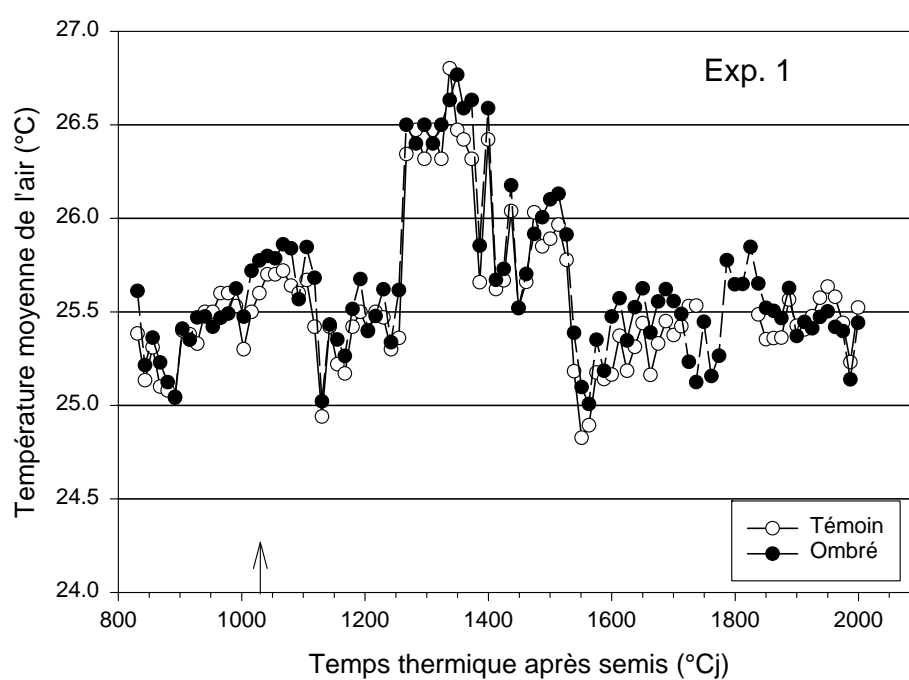


Figure 2.1 : Evolution de la température moyenne de l'air (°C) mesurée pour les deux traitements par thermocouple (moyenne d'enregistrements horaires)
La flèche indique le début de l'application de l'ombrage (1030°Cjas)

Dispositif expérimental

Deux expérimentations ont été conduites en phytotron utilisant différents traitements lumineux imposés durant le développement reproducteur.

La première (**Exp. 1**) a été initiée le 27 octobre 1999 et poursuivie jusqu'à 2000°Cjas. Dix plantes (pots) ont été suivies pour chacun des deux traitements lumineux. Six d'entre elles ont été utilisées pour des prélèvements destructifs à 1030, 1205 et 1455°Cjas (2 réplifications). Quatre plantes ont été utilisées pour des observations en continu non destructives (surface foliaire par feuille estimée toutes les 2 semaines par relation d'allométrie entre la longueur de la nervure gauche et la surface), ce suivi se terminant par un prélèvement destructif à la fin de l'expérimentation (masse sèche des parties végétatives incluant les racines, masse sèche des carpelles, graines et fibres de chaque capsule et nombre de graines de chaque capsule). Sur ces quatre plantes, les capsules arrivées à maturité avant la fin de l'expérimentation ont été récoltées dès leur déhiscence (masse sèche à récolte des carpelles, graines et fibres, nombre de graines et paramètres de qualité de chaque capsule).

A 1030°Cjas, correspondant à la floraison du 7^e site fructifère, l'éclairement a été réduit de 35% dans le traitement d'ombrage simulé en augmentant la distance par rapport aux lampes (**Photo 2**). Les différents traitements ont été menés jusqu'à la fin de l'expérimentation (30^e anthèse et 15^e déhiscence pour le traitement témoin).

La température de l'air a été enregistrée grâce à deux thermocouples placés dans chacun des deux traitements, n'indiquant pas d'effets mesurables du traitement (<0,3°C). Un brassage constant de l'air permettait d'homogénéiser les conditions de température et d'humidité entre les box à l'intérieur du phytotron. Toutefois, le suivi de la température de l'air a permis d'enregistrer des variations dues à un dysfonctionnement partiel du contrôle de la température (**Figure 2.1**), provoquant des fluctuations de la température moyenne de l'ordre de 1°C. Ce sont ces températures enregistrées qui ont servi au calcul de la somme des températures.

L'expérimentation 2 a permis d'analyser les effets à court terme de l'ombrage sur l'assimilation et la répartition des assimilats au sein de la plante, en utilisant des plantes conduites de la même façon que le traitement témoin de l'expérimentation 1. Des graines ont été semées le 17 mars 1999 (**marquage 1**) et le 7 juillet 1999 (**marquage 2**). Les deux dates de marquage ont été répétées deux fois à trois jours d'intervalle (une plante par date, répétition et traitement). Le marquage 1 a été réalisé à 1050°Cjas (11^e anthèse) et le marquage 2 à 1250°Cjas (16^e anthèse). Le marquage a été effectué par utilisation de ¹⁴CO₂ durant 11H au cours de la photopériode de 12H, avec une plante ombrée et une plante non ombrée partageant la même atmosphère. Durant le marquage l'éclairement a été réduit de 40% pour la plante ombrée à l'aide d'une toile moustiquaire en PVC doublée, placée sur une structure entourant la plante et déposée la veille du marquage.

Marquage et détection du ¹⁴C

Le marquage au ¹⁴CO₂ a été mené en suivant la technique décrite par Warembourg *et al.*, 1982 et Warembourg (1995). Les plantes entières sont placées dans une enceinte transparente, étanche à l'air, durant une journée (de 8H à 19H) et exposées à du ¹⁴CO₂ issu de la réaction produite par addition de carbonate de sodium marqué (Na₂ ¹⁴CO₃) à de l'acide sulfurique (H₂ SO₄). La concentration en CO₂ est maintenue dans l'enceinte à 350 ppm tout au long du marquage à l'aide d'un analyseur infrarouge (IRGA) par addition automatique de ¹⁴CO₂ (schéma du dispositif **annexe IV**). La température est maintenue à 27°C par refroidissement de l'air en circulation. Les plantes sont éclairées par 3 lampes (600 μmol s⁻¹ m⁻²), deux à iodure métallique situées suffisamment au dessus de l'enceinte de façon à ne pas induire d'échauffement de l'air, et une d'appoint pour homogénéiser les conditions lumineuses. A la fin du marquage, l'ombrage est retiré. Un temps de chasse de 48h a été respecté dans des conditions similaires de lumière et température, afin de permettre la migration des assimilats marqués vers les différents puits.

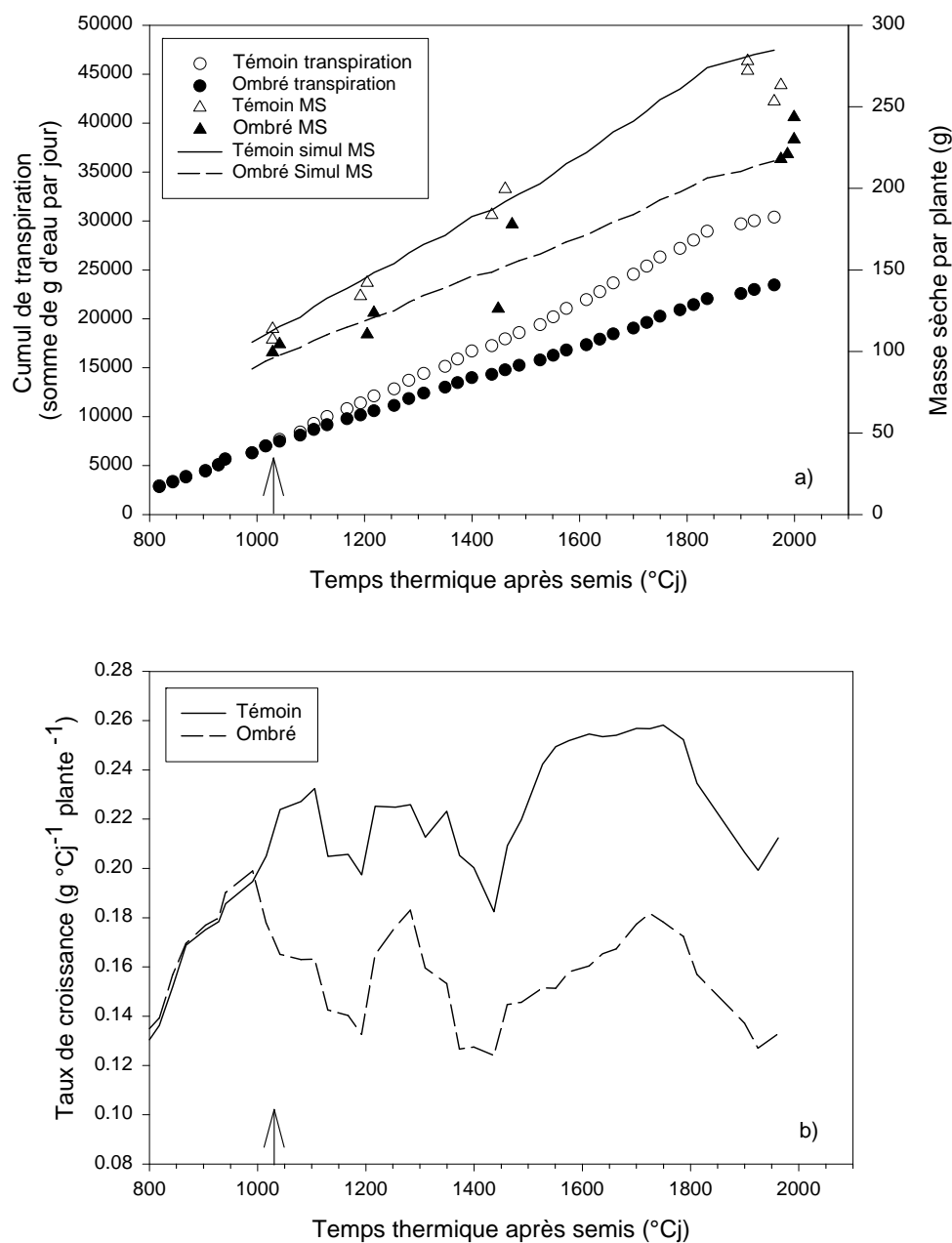


Figure 2.2 : Calcul du taux de croissance des plantes des deux traitements
a) Cumul de la transpiration, masse sèche totale par plante, et évolution calculée de la masse sèche en utilisant une efficacité d'utilisation de l'eau empirique de 7,46 mg (masse sèche) g⁻¹ (eau)
b) Evolution du taux de croissance calculé par traitement (g °Cj⁻¹ plante⁻¹)
 La flèche indique le début de l'application de l'ombrage (1030°Cjas)

Toutes les capsules sont ensuite collectées et la plante divisée en racines, tiges et feuilles. Chaque capsule est séparée en carpelles, graines et fibres. Les fractions de plante sont séchées durant 4 jours à 70°C, pesées et les graines comptées. Après broyage, deux sous-échantillons par fraction sont analysés afin de déterminer leur contenu en carbone total (méthode de combustion sèche, **annexe V**). Cette méthode fournit des aliquotes pour deux mesures de radioactivité par scintillation liquide. Les résultats donnés sont la moyenne de 4 mesures par fraction.

Traitement statistique

Le traitement statistique des données a été fait avec le logiciel SAS version 6.12 pour Windows (SAS Institute, Cary, NC, USA). Les analyses de variance (effets de l'ombrage) et de covariance (cf. p 61 et 73) ont été faites avec la procédure GLM (*General Linear Model*). Les régressions graphiques (cf. p 63) ont été réalisées avec le logiciel SigmaPlot 4.0 pour Windows (Jandel Scientific).

Résultats et discussion

II-1- Observations à l'échelle de la plante

II-1-1- Croissance et répartition des assimilats-¹⁴C

Croissance

Dans l'expérimentation 1, en utilisant les prélèvements destructifs et le suivi de la transpiration des plantes maintenues jusqu'à la fin de l'expérimentation, le taux de croissance par plante a pu être calculé (**Figure 2.2**).

Le taux de croissance est supposé proportionnel à l'utilisation de l'eau (qui est connu sur une base journalière). La conversion de l'utilisation de l'eau en croissance massique est obtenue grâce à un coefficient empirique (correspondant à l'efficacité d'utilisation de l'eau), calculé à partir d'une relation, considérée constante dans ces conditions d'expérimentation, entre les variations observées en masse sèche et d'utilisation d'eau cumulée sur la même période. L'efficacité d'utilisation de l'eau moyenne pour les deux traitements est de 7,46 mg par g d'eau, sans différence significative entre les deux traitements.

Les fluctuations du taux de croissance par plante du traitement témoin apparaissent reliées aux variations de température du phytotron (cf. **Figure 2.1**). Principalement, le maximum relatif de croissance entre 1250 et 1350°Cjas est probablement dû à l'instabilité des conditions. Cette observation justifie l'utilisation d'une base de temps thermique pour décrire le développement des plantes. L'ombrage réduit le taux de croissance des plantes d'environ 40% durant le développement reproducteur (**Figure 2.2 b**).

Des réductions significatives de la masse sèche végétative (incluant les racines) sont observées uniquement 935°Cj après l'application de l'ombrage (1960°Cjas), alors que la masse sèche des organes fructifères est réduite dès 175°Cj après ombrage (1205°Cjas), mais elle ne l'est plus par la suite (**Tableau 2.1**). Il apparaît que l'ombrage affecte en premier lieu la croissance des organes fructifères plus que celle des organes végétatifs, mais ensuite l'effet s'inverse, la plante ajustant sa croissance aux conditions de lumière réduite. Ce qui conduit à une réduction significative mais transitoire de la fraction de masse sèche des organes reproducteurs 175°Cj après l'ombrage, et qui ne s'observe plus ensuite.

Au sein de la masse sèche des organes végétatifs, les tiges ne présentent une réduction significative qu'à 935°Cj après ombrage. Les masses sèches de racines ne présentent à aucun moment une différence entre traitements, probablement en raison d'une limitation de croissance induite par la culture en pot. Par contre, une réduction de la masse sèche des feuilles sous ombrage apparaît dès 175°Cj après l'application du traitement (données non montrées). Une réduction de la surface foliaire par plante (feuilles vertes de la tige principale et des branches fructifères) s'observe dès l'application de l'ombrage (**Figure 2.3 a**).

Tableau 2.1 : Matières sèches végétative et reproductive par plante (g) à 4 dates après l'application de l'ombrage (Exp. 1). Comparaison entre traitements témoin et ombré.

^a Erreur standard de la moyenne de 2 plantes pour les 3 premières dates, de 4 plantes pour la dernière date.

^b pour une date donnée, les moyennes par traitement suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

Traitement	°Cj après semis / ombrage	Organes végétatifs		Organes reproducteurs	
		Matière sèche (g)		Matière sèche (g)	
					Fraction du total
Témoin	1030 / 0	98.7 ± 2.2 ^a	a ^b	11.8 ± 1.0 a	0.11 ± 0.01 a
Ombré		90.7 ± 0.6	a	11.1 ± 3.0 a	0.11 ± 0.03 a
Témoin	1205 / 175	102.2 ± 3.3	a	35.8 ± 0.8 a	0.26 ± <0.01 a
Ombré		92.7 ± 5.4	a	24.3 ± 1.2 b	0.21 ± <0.01 b
Témoin	1455 / 430	116.4 ± 2.0	a	75.2 ± 5.9 a	0.39 ± 0.02 a
Ombré		93.1 ± 15.7	a	58.9 ± 10.1 a	0.39 ± <0.01 a
Témoin	1960 / 935	150.5 ± 9.6	a	116.1 ± 6.1 a	0.44 ± 0.03 a
Ombré		119.0 ± 4.6	b	109.1 ± 1.5 a	0.48 ± 0.01 a

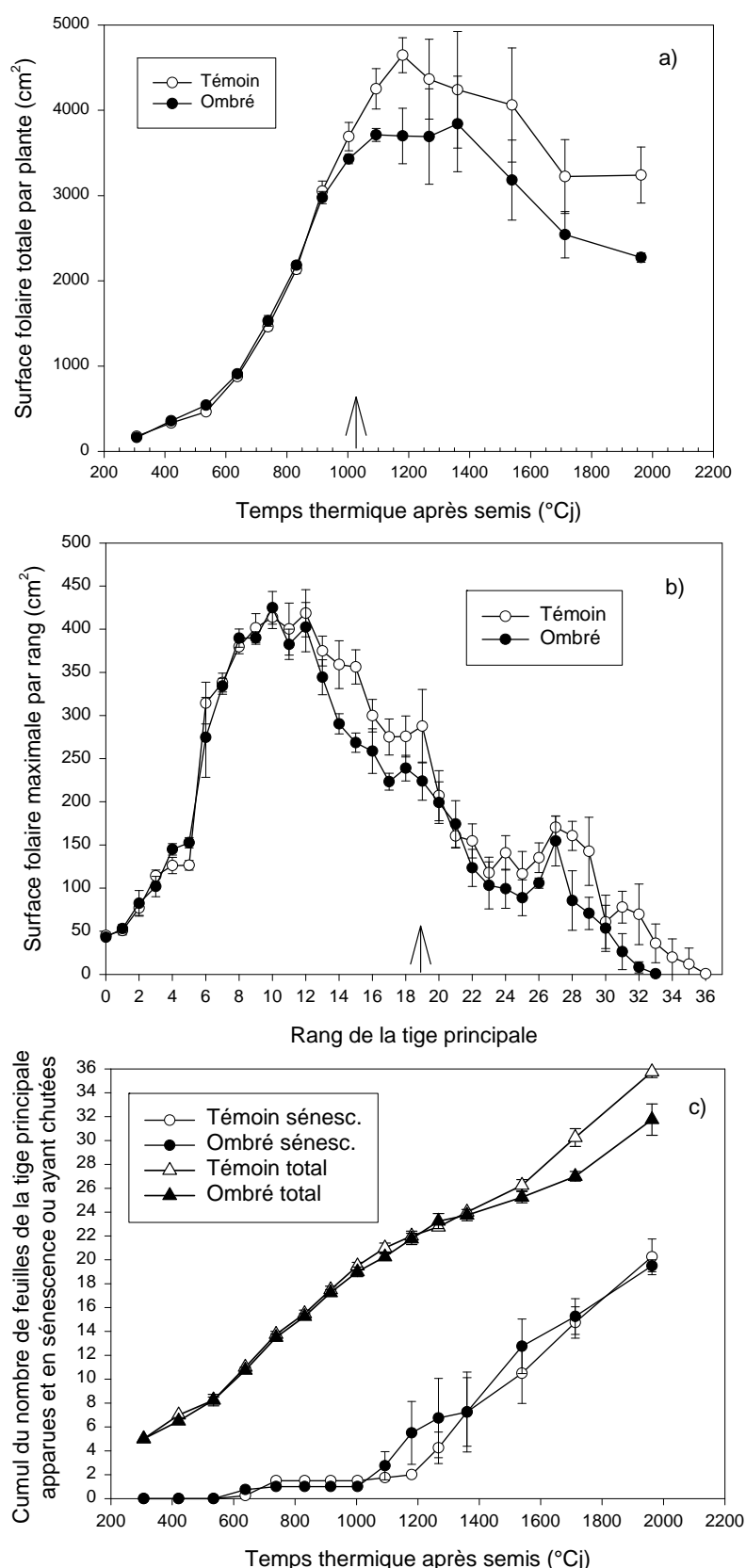


Figure 2.3 : Effets de l'ombrage sur la surface foliaire

a) Evolution de la surface foliaire par plante (cm²)

Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

La flèche indique le début de l'application de l'ombrage

b) Surface foliaire maximale par rang (cm²)

La flèche indique le noeud pour lequel la feuille de la tige principale se déroulait lors de l'application de l'ombrage

c) Nombre de feuilles de la tige principale apparues et en sénescence ou ayant chutées

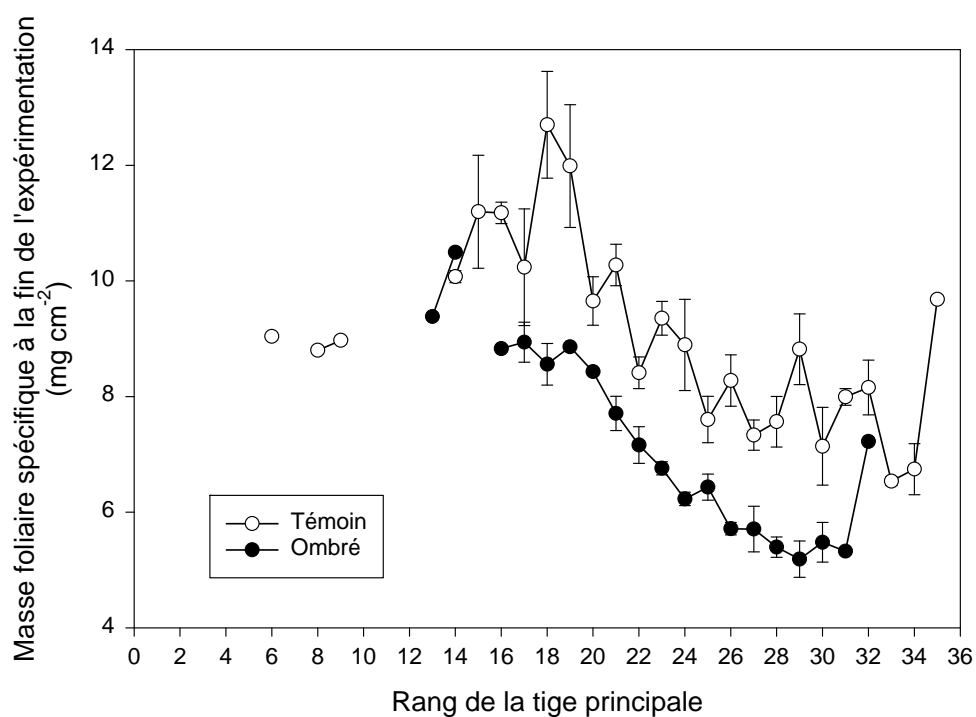


Figure 2.4 : Masse foliaire spécifique (mg cm⁻²) par rang de la tige principale en fin d'expérience
 Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

La réduction de la surface foliaire verte par plante après 1200°Cjas pour le traitement témoin s'explique par la sénescence des feuilles des nœuds inférieurs et la plus petite taille maximale atteinte par les feuilles des nœuds supérieurs de la plante (**Figure 2.3 b et c**).

Une réduction de la surface foliaire maximale des feuilles par nœud (obtenue par les suivies de la surface foliaire des feuilles de la tige principale et des branches fructifères) est observée sous l'ombrage (les feuilles de la tige principale venant de terminer leur croissance lors de l'application de l'ombrage se situent au nœud 9). Il n'est pas possible dans cette étude d'analyser et dissocier les effets de l'ombrage sur l'initiation, l'apparition et la croissance des feuilles. Seul l'effet sur la taille finale des feuilles a été pris en compte. L'ombrage n'induit pas une sénescence des feuilles plus importante (feuilles de la tige principale), sauf sur une courte période à la suite de l'application de l'ombrage (aux environs de 1200°Cjas). Mais il apparaît qu'après 1600°Cjas le nombre de feuilles apparues sur la tige principale est plus faible chez le traitement ombré (**Figure 2.3 c**).

La réduction de la masse des feuilles entre traitements est également associée à une réduction de la masse foliaire spécifique (**Figure 2.4**, observée en fin d'expérimentation sur les plantes sur lesquelles ont été réalisés les suivis de la surface foliaire). Cette observation s'accorde avec celle de l'expérimentation au champ (Tableau 1.3) et d'autres travaux qui indiquaient qu'en condition d'ombrage imposé, les cotonniers présentaient des feuilles plus fines (Cosico & Abrina, 1992). Dans le cadre de la modélisation du fonctionnement du cotonnier, la masse spécifique est une variable importante, ces résultats pourront être utilisés pour simuler la croissance sous condition de faible ressource en assimilats.

Répartition des assimilats

Dans l'expérimentation 2, l'ombrage réduit l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ environ de moitié (**Tableau 2.2**). La répartition des assimilats marqués n'est pas affectée par le niveau lumineux. Pour les deux marquages, la proportion de ^{14}C reçue par les organes fructifères (relatif au total) est d'environ 80%. A ces stades de développement (1015°Cjas et 1250°Cjas), une charge significative de capsules est déjà en place, ainsi la force de puits des organes fructifères est supérieure à celle des organes végétatifs. Exprimée en terme d'activité spécifique relative, la force de puits des organes végétatifs apparaît effectivement inférieure à celle des organes reproducteurs (**Tableau 2.3**). L'activité spécifique relative des organes reproducteurs est plus faible lors du marquage 2 : les capsules bien que plus nombreuses, sont plus âgées. Ce qui signifie qu'elles possèdent une plus faible capacité à attirer les assimilats, par unité de masse. Pour aucun des marquages, une différence significative n'a été observée entre plantes ombrées et plantes témoins.

Il apparaît que l'ombrage n'induit que des effets minimaux sur la distribution de masse sèche et d'assimilats- ^{14}C entre les parties végétative et reproductrice de la plante durant le développement reproducteur. Ce résultat est en accord avec l'expérimentation au champ (Tableau 1.3) et les études des effets de l'ombrage sur la répartition entre structures végétative et reproductrice menées sur d'autres plantes à floraison indéterminée, rapportées par Egli (1988) sur le soja, et par Jeuffroy & Warembourg (1991) sur le pois. Même lorsque la cause de la réduction de croissance imposée sur cotonnier n'est pas l'ombrage mais un déficit hydrique ou de nutrition minérale, les fractions de masse sèche des feuilles, tiges, et capsules à la fin de la récolte sont relativement constantes sur une large gamme de masses sèches de plantes entières (Constable & Hearn, 1981).

II-1-2- Phénologie

De nouveaux boutons floraux sont apparus continuellement de 500°Cjas jusqu'à la fin de l'expérimentation à 2000°Cjas (**Figure 2.5 a**). Toutefois, le taux d'apparition des boutons floraux n'a pas été constant même sous condition lumineuse constante, et a présenté une réduction marquée entre 900 et 1600°Cjas. Le plus faible taux d'apparition des boutons floraux se situe pour les deux traitements aux alentours de 1450°Cjas.

Tableau 2.2 : Caractéristiques des plantes marquées, radioactivité totale assimilée par plante et distribution relative du ^{14}C entre organes végétatifs (tiges, feuilles, racines) et reproducteurs, à 2 dates de marquage (Exp. 2). Comparaison entre traitements témoin et ombré.

^a Ecart type de la moyenne de 2 plantes

	Traitement	Nombre de capsules par plante	Masse sèche totale par plante (g)	Activité totale par plante (10^6 dpm)	Organes végétatifs (% de l'activité totale)	Organes reproducteurs (% de l'activité totale)
Marquage 1 1015°Cjas	Témoin	5,5	$62,7 \pm 0,4^a$	$22,4 \pm 8,5$	$21,2 \pm 3,7$	$78,8 \pm 3,4$
	Ombré	5,5	$63,1 \pm 0,1$	$9,8 \pm 2,5$	$18,3 \pm 3,5$	$81,7 \pm 3,5$
Marquage 2 1250°Cjas	Témoin	9,5	$139,5 \pm 9,5$	$66,7 \pm 4,4$	$17,5 \pm 1,1$	$82,5 \pm 1,1$
	Ombré	9,5	$149 \pm 0,6$	$33,7 \pm 2,7$	$15,5 \pm 2,7$	$84,5 \pm 2,8$

Tableau 2.3 : Activité spécifique relative (% de l'activité totale de l'échantillon / % de la masse sèche de l'échantillon) des organes végétatifs et reproducteurs, à 2 dates de marquage (Exp. 2). Comparaison entre traitements témoin et ombré.

^a Ecart type de la moyenne de 2 plantes

	Traitement	Activité spécifique relative Organes végétatifs (% ^{14}C / %MS)	Activité spécifique relative Organes reproducteurs (% ^{14}C / %MS)
Marquage 1 1015°Cjas	Témoin	$0,29 \pm 0,04^a$	$2,79 \pm 0,05$
	Ombré	$0,26 \pm 0,04$	$3,05 \pm 0,3$
Marquage 2 1250°Cjas	Témoin	$0,30 \pm 0,02$	$1,96 \pm 0,01$
	Ombré	$0,26 \pm 0,04$	$2,11 \pm 0,05$

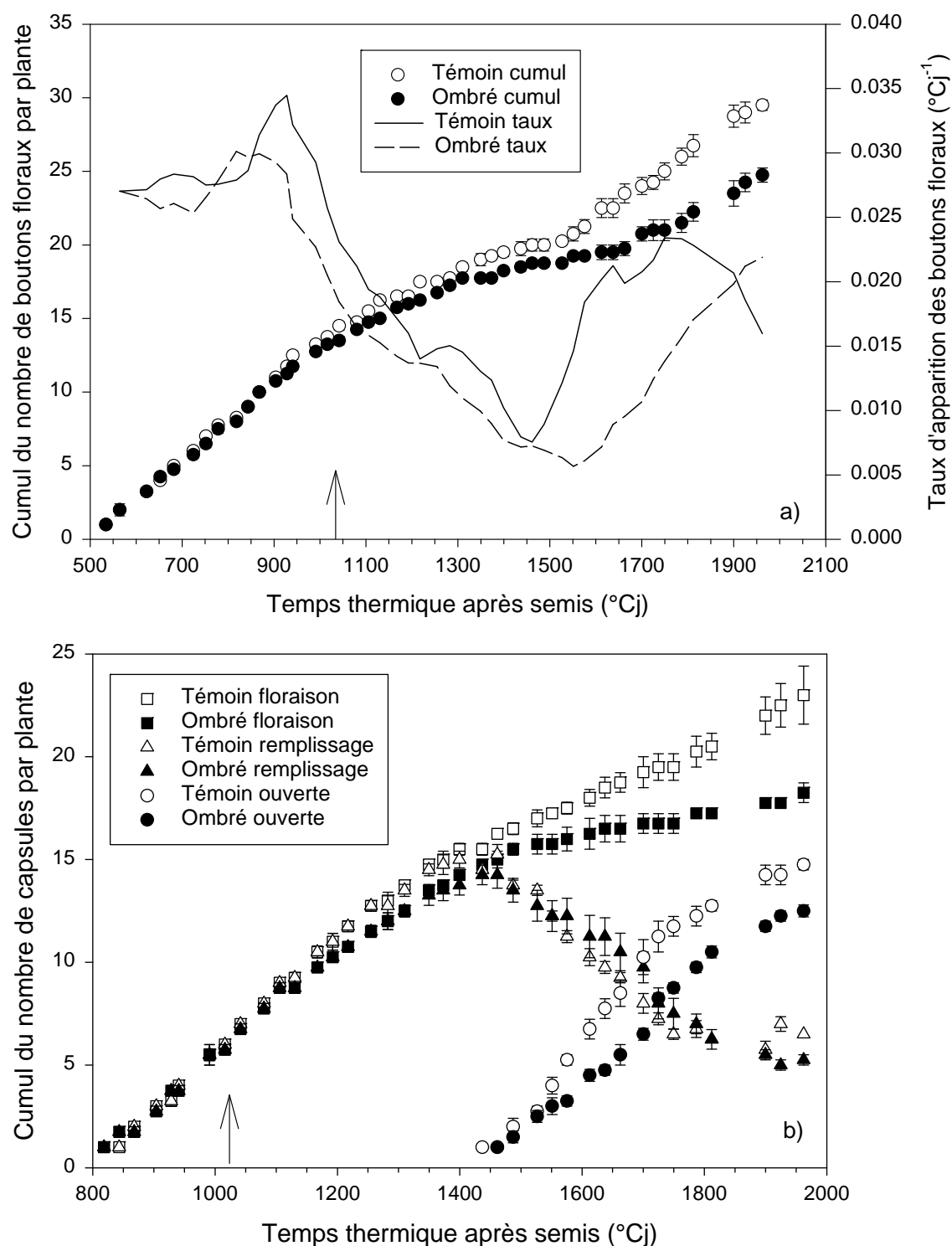


Figure 2.5 : Effets de l'ombrage sur l'apparition de nouveaux organes fructifères
a) Evolution du nombre de boutons floraux et rythme d'apparition des boutons floraux par plante
b) Evolution de la floraison, du nombre de capsules en remplissage (remplissage au sens large délimité de la floraison à l'ouverture de la capsule) et du nombre de capsules ouvertes par plante
 La flèche marque la date d'application de l'ombrage (1030°Cjas)
 Les barres indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

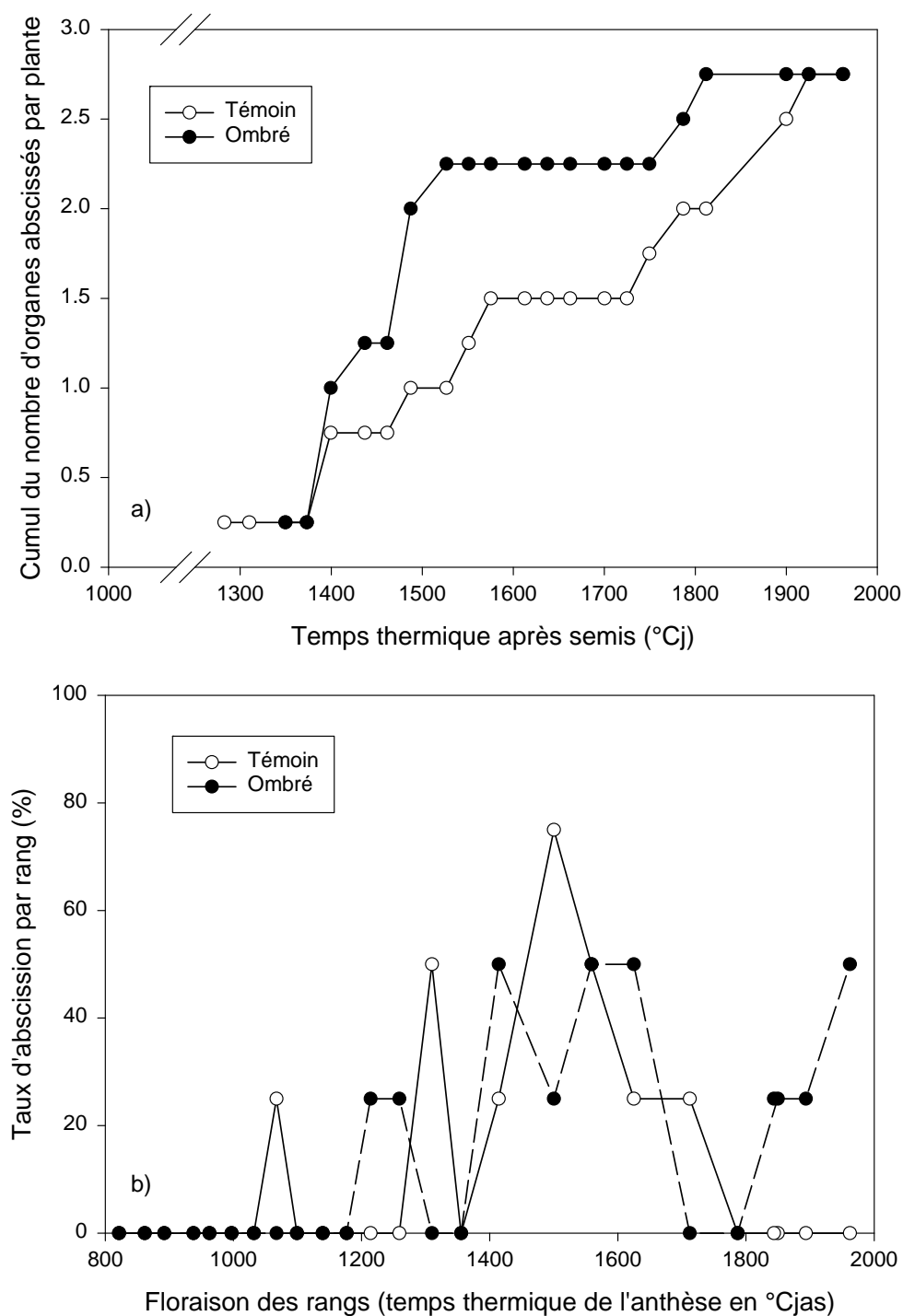


Figure 2.6 : Effets de l'ombrage sur le taux d'abscission des organes fructifères
a) Evolution du nombre d'organes abscissés par plante
b) Probabilité d'abscission d'un organe en fonction de sa date de floraison
 La flèche marque la date d'application de l'ombrage (1030°Cjas)

Ce faible taux d'apparition des boutons floraux correspond au « cut-out ». L'ombrage appliqué à 1030°Cjas n'a affecté ni le moment, ni l'intensité du « cut-out », mais celui-ci est prolongé pour le traitement ombré, et la reprise du taux d'apparition est donc retardée. La charge maximale en capsule en remplissage par plante au « cut-out » est proche de 15 capsules pour les deux traitements (**Figure 2.5 b**). La période de remplissage est définie ici au sens large : de l'anthèse à l'ouverture de la capsule. Avec l'ouverture des capsules, la charge par plante est réduite, la compétition au sein de la plante se réduit et permet un redémarrage du développement et du rythme d'apparition des boutons floraux.

II-1-3- Abscission

Durant l'expérimentation 1, peu d'abscissions d'organes fructifères ont eu lieu, environ trois organes ont chuté par plante pour les deux traitements (**Figure 2.6 a**). Les abscissions ont toutefois eu lieu plus tôt chez le traitement ombré, pour lequel les taux d'abscission les plus forts sont observés vers 1450-1500°Cjas, au moment du « cut-out » où le taux d'apparition des boutons floraux est le plus faible et la charge en capsule la plus élevée.

La probabilité d'abscission n'est pas affectée par l'ombrage, contrairement à l'expérimentation au champ. La plus forte probabilité d'abscission s'observe pour les deux traitements pour les organes proches de la floraison au moment du « cut-out » (**Figure 2.6 b**).

Au champ, la charge en capsules par plante était plus importante au moment de l'application de l'ombrage, ce qui peut expliquer la plus forte sensibilité par rapport à l'abscission. Les conditions environnementales au champ ont été plus « stressantes » pour les plantes (régime hydrique limitant, températures élevées, attaques d'insectes). En effet, une augmentation de l'abscission de jeunes organes fructifères est observée en général en réponse à une contrainte hydrique (McMichael *et al.*, 1973) et à des températures moyennes journalières supérieures à 28°C (Reddy *et al.*, 1992). Ce dernier point pose le problème de la validité de la base de temps en degrés-jours utilisée, qui n'incorpore pas dans le calcul un seuil supérieur de température. Dans certaines études, des températures de seuil supérieur ont été utilisées allant de 30 à 38°C (Kerby *et al.*, 1985 ; Unruh *et al.*, 1994). Toutefois, dans l'expérimentation au champ, l'effet des fortes températures sur l'abscission ne peut être réellement mis en évidence et même si la probabilité d'abscission a été augmentée, elle apparaît surtout fonction des ressources en assimilats de la plante.

II-1-4- Incidence d'un indice de compétition apparente

En raison du caractère indéterminé de la floraison du cotonnier, le développement végétatif continu durant la croissance des organes fructifères. Un nombre croissant de puits sont formés, entraînant une forte compétition interne pour les assimilats. La plante, pour éviter une compétition interne excessive, va devoir ajuster la demande de ses différents puits aux variations de ressources.

De façon à quantifier ce niveau de compétition interne pour les ressources à l'échelle de la plante, **un indice de compétition apparente (ICA)** a été calculé sur la base d'un **rapport demande sur offre**.

La charge en capsules en remplissage de la plante apparaît être un bon indicateur de la **demande** reproductrice à l'échelle de la plante. La charge maximale de capsules en remplissage détermine le « cut-out » et marque le moment de plus faible taux d'apparition des boutons floraux et de plus fort taux d'abscission. **L'offre** est estimée par le taux de croissance massique des plantes, calculé dans la partie II-1-1.

La période de plus forte compétition marquée par les valeurs maximales de l'indice (ICA) se situe vers 1450°Cjas (**Figure 2.7 a**). Cette période correspond bien à celle qui avait été définie pour le « cut-out ».

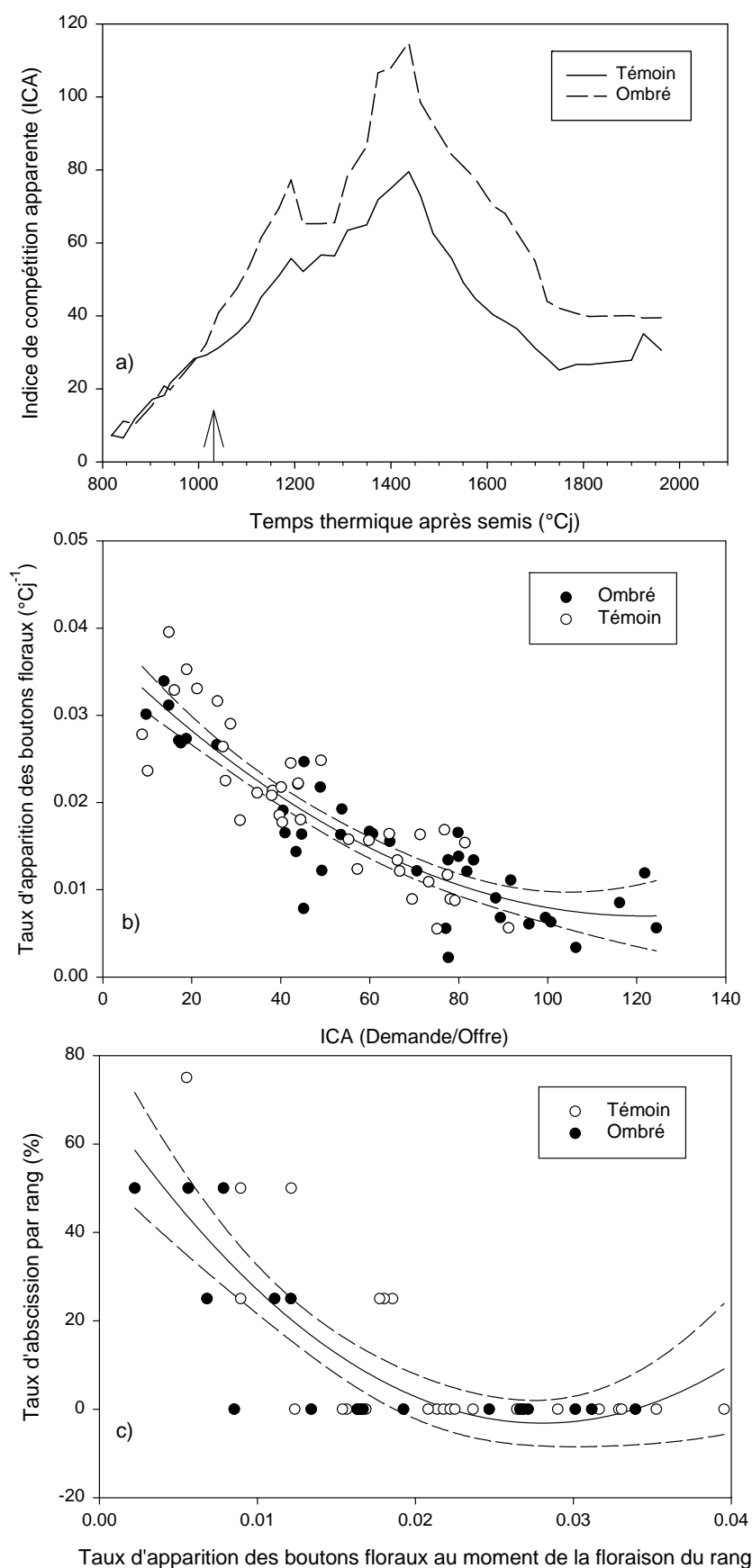


Figure 2.7 : Indice de compétition apparente (ICA)

a) Evolution de l'ICA

b) Relation entre le taux d'apparition des boutons floraux et l'ICA

Relation du 2e ordre ($R^2=0,79$, $P<0,001$), les tirets délimitent l'intervalle de confiance au seuil de 5%

c) Relation entre le taux d'abscission d'un rang et le taux d'apparition des boutons floraux au moment de la floraison du rang

Relation du 2e ordre ($R^2=0,61$, $P<0,001$), les tirets délimitent l'intervalle de confiance au seuil de 5%

Sur l'ensemble des traitements lumineux et du développement reproducteur des plantes, une corrélation significative est obtenue entre le taux d'apparition des boutons floraux et ICA au moment de l'apparition du bouton floral (**Figure 2.7 b**).

Ainsi, la plante répond à une augmentation de la compétition pour les assimilats en réduisant le taux d'apparition de nouveaux puits, que cette compétition soit due à une diminution de l'assimilation (ombrage) ou à une augmentation de la charge en capsules. Ce résultat est en accord avec ceux rapportés par Pettigrew (1994) qui indiquaient qu'une augmentation des ressources lumineuses (par ouverture du couvert ou utilisation de réflecteurs) induisait une augmentation du nombre de capsules récoltables.

Comme pour l'expérimentation au champ, la probabilité d'abscission pour un organe à un rang donné est corrélée négativement avec le taux d'apparition des boutons floraux au moment de la floraison du rang (**Figure 2.7 c**). Une relation similaire mais avec un moins bon coefficient de corrélation a été obtenue avec l'ICA au moment de la floraison du rang (non montré).

Conclusion

L'assimilation nette et la croissance des plantes sont réduites par l'ombrage. Mais la balance entre puits végétatifs et reproductifs n'est pas affectée de façon majeure par des restrictions en ressources. Les résultats acquis en milieu contrôlé par prélèvements destructifs et marquage au ^{14}C confirment ceux obtenus au champ.

Une réduction de la masse sèche et de la surface des feuilles est observée après application de l'ombrage. Cette réduction est associée principalement à une réduction de la surface maximale atteinte par les feuilles croissant sous ombrage, ainsi qu'une réduction de la masse foliaire spécifique. Les tiges ne présentent de réductions significatives entre traitements qu'en fin d'expérimentation.

Les prélèvements destructifs ne montrent qu'une réduction transitoire de la masse sèche d'organes fructifères par plante. Toutefois, l'analyse en dynamique de l'apparition et de l'abscission des organes fructifères indique des ajustements à l'échelle de la plante en réponse au niveau de compétition interne de la plante. Celle-ci a été estimée à partir d'un indice de compétition apparente (ICA) calculé sur la base d'une demande rapportée à une offre. Cet indice rend compte de l'augmentation de la compétition, qu'elle soit due à une augmentation de la charge en capsules ou à l'ombrage.

L'ombrage appliqué plus précocement qu'au champ (à la 7^e anthèse contre la 14^e au champ), en condition de ressource moins restrictive, n'a pas entraîné en milieu contrôlé une augmentation directe du taux d'abscission. Mais l'abscission a été plus élevée chez l'ombré au moment du « cut-out », la sensibilité à l'abscission devant être accentuée par un niveau de compétition plus important. L'ombrage n'a pas modifié la charge maximale en capsules et par conséquent ni le moment, ni l'intensité (cas du champ) du « cut-out ». Par contre, la durée du « cut-out », ou d'arrêt d'émission de nouveaux organes (feuilles et boutons floraux), a été prolongée pour le traitement ombré, en raison d'un niveau de compétition encore élevé.

Hearn & Constable, (1984) avaient montré sur cotonniers, au champ, que la vitesse de production des boutons floraux par degrés-jour était fonction du nombre de sites fructifères et du nombre de capsules en place sur la plante. Ils avaient mis ainsi en évidence la régulation par les puits reproducteurs des différents déterminants du développement reproducteur (vitesse, arrêt, abscission). Ces observations confirment que nos résultats sont généralisables, et décrivent un schéma de fonctionnement classique du cotonnier.

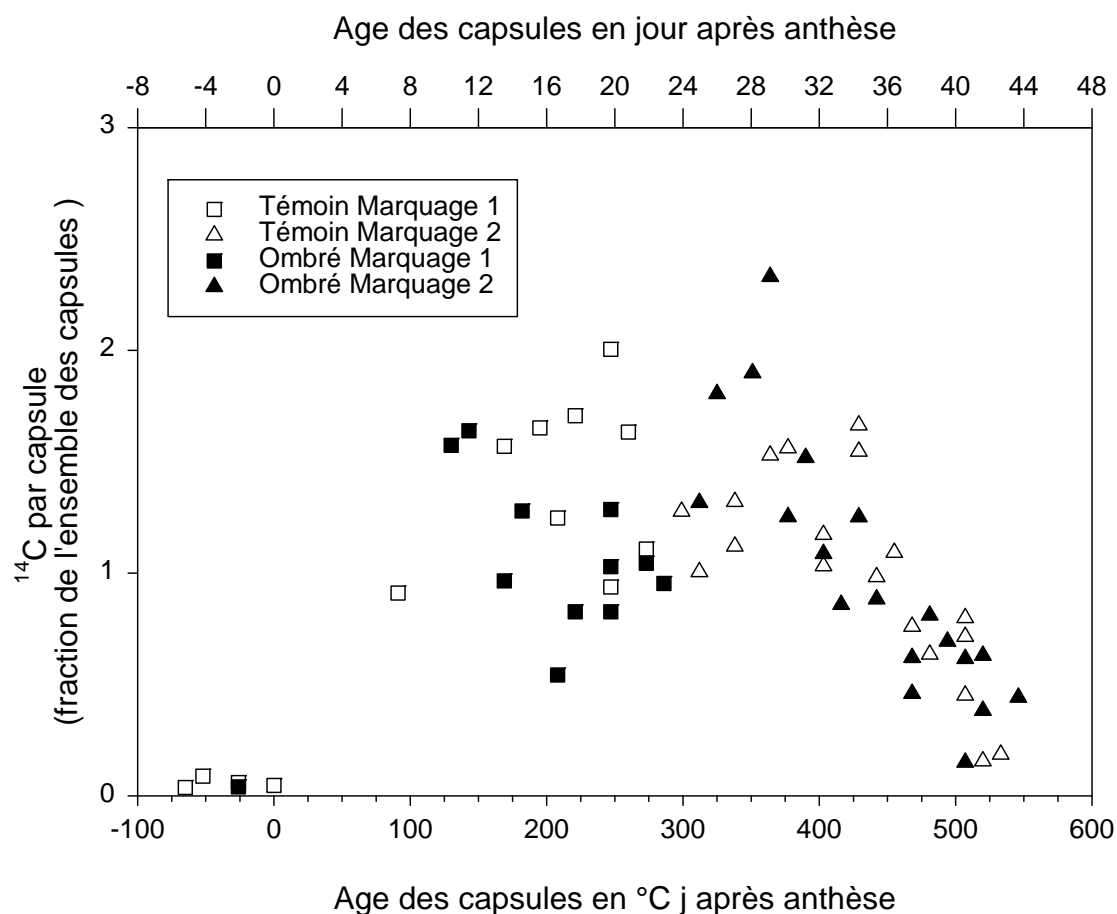


Figure 2.8 : Répartition des assimilats en fonction de l'âge des capsules

Fraction de ^{14}C sur l'ensemble des capsules présentes sur la plante, pondérée par le nombre de capsules par plante, celui-ci n'étant pas le même pour les 2 marquages. Les deux dates de marquage sont rassemblées sur la figure, chaque point représente une capsule.

II-2- Observations à l'échelle de la capsule

L'analyse des effets de l'ombrage à l'échelle de la capsule est appréhendée selon deux approches. Une première analyse est portée selon une approche dynamique, elle s'intéresse aux répartitions d'assimilats- ^{14}C entre et au sein des organes reproducteurs, et à la croissance des composants de la capsule. Ensuite, l'analyse se place *a posteriori*, et porte sur le niveau observé à la récolte des composantes du rendement en fibres et de la qualité, en rapport avec l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage.

II-2-1- Répartition des assimilats et dynamique de masse

Il a été montré qu'aux dates de marquage des plantes, les puits reproducteurs étaient déjà prioritaires sur les puits végétatifs, et que l'ombrage ne modifiait pas les proportions de ^{14}C attribuées à ces deux groupes de puits (partie II-1-1). En ne considérant maintenant que les organes reproducteurs, on peut *a priori* supposer que la quantité d'assimilats allouée à une capsule va dépendre, d'une part, du niveau d'assimilation nette, et d'autre part, de l'âge, des caractéristiques de la capsule (déterminants de la demande ou force de puits, tel que le nombre de graines) et de l'âge et caractéristiques des autres capsules présentes sur la plante, au moment considéré.

Au sein de la capsule, les assimilats vont se répartir entre les carpelles et le coton-graine et au sein de celui-ci entre les graines et les fibres. En cas de restriction de la disponibilité en assimilats, on peut se demander s'il va exister une priorité entre ces différents puits.

Répartition des assimilats- ^{14}C entre organes reproducteurs

Les gammes d'âges des capsules présentes sur les plantes au moment du marquage ont été utilisées pour reconstruire une courbe de répartition des assimilats en fonction de l'âge. Cette démarche permet de mettre en évidence la hiérarchisation entre puits fructifères en fonction de leur âge, mais elle ne permet pas de dissocier l'effet de l'âge de la capsule de celui de sa position dans la plante.

Il apparaît que la proportion d'assimilats allouée aux capsules est fonction de leur âge. Globalement une proportion prépondérante de ^{14}C est observée pour les capsules âgées entre 100 et 450°Cjaa (degrés-jours après anthèse) (**Figure 2.8**). Trois stades peuvent être mis en évidence en fonction de la proportion d'assimilats reçue par capsule : un premier de proportion croissante jusqu'à 150°Cjaa, un deuxième de forte proportion jusqu'à 400°Cjaa et un troisième de proportion décroissante jusqu'à l'ouverture, aux environs de 600°Cjaa.

Une analyse de variance, réalisée sur les proportions de radioactivité dans les capsules, n'a pas révélé de différence significative entre capsules des plantes témoins et capsules des plantes ombrées (non montré). Il apparaît qu'à la suite d'une réduction brutale de la disponibilité en assimilats (réduction de moitié, cf. tableau 2.2) la répartition des assimilats au sein des organes fructifères n'est pas affectée de façon majeure.

Cependant, on observe sur la figure 2.8 une variabilité dans la proportion de radioactivité reçue par des capsules de même âge de plantes différentes (par exemple chez le témoin pour les capsules de 250°Cjaa), ou d'âges proches au sein d'une même plante. Il est probable que la proportion d'assimilats reçue par une capsule dépende de sa force de puits relativement aux forces de puits des autres capsules présentes.

Le nombre de graines est apparu comme un déterminant important de la force de puits de la capsule. La fraction de ^{14}C attribuée à une capsule est proportionnelle à sa fraction de nombre de graines, relative au nombre total de graines par plante (**Figure 2.9**). Dans cette relation, toutefois, ne sont pas pris en compte les jeunes organes de moins de 150°Cjaa. Ces jeunes organes fructifères n'ont pas dépassé le stade limite d'avortement des graines (SLA) et par conséquent leur nombre de graines n'est pas encore fixé.

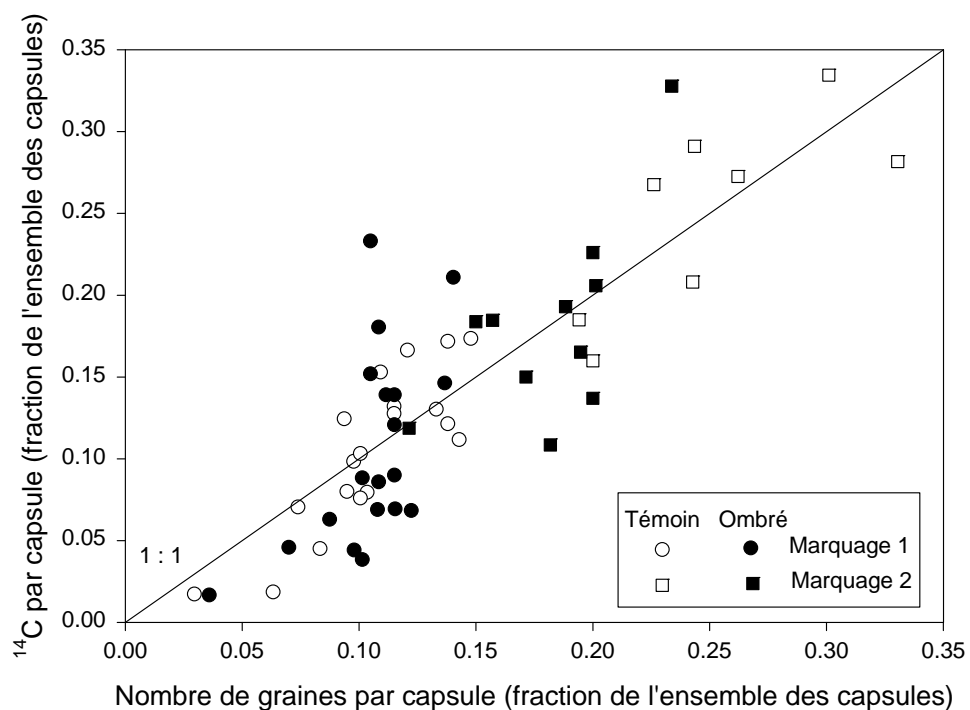


Figure 2.9 : Relation entre la fraction de ^{14}C allouée à chaque capsule et le nombre de graines de chaque capsule en tant que proportion du total
Relation linéaire ($R^2=0,72$, $P<0,001$)

Une analyse de covariance a été réalisée afin de tester les effets du traitement sur la relation linéaire entre la fraction de ^{14}C et la fraction du nombre de graines, et n'a pas révélé d'effet significatif de l'ombrage (l'effet de l'ombrage sur la fraction de ^{14}C de la capsule est testé en éliminant l'effet du nombre de graine). Il apparaît qu'en cas de réduction de l'éclairement, chaque capsule reçoit une quantité plus faible d'assimilats, mais que la proportion reçue par chaque capsule sur le total produit est inchangée. Jeuffroy & Warembourg (1991) étaient parvenus à la même conclusion à partir de travaux sur le pois. L'application d'un ombrage n'a pas modifié la distribution des assimilats- ^{14}C entre les gousses présentent sur la plante. Krieg & Sung (1986), en réduisant l'activité photosynthétique de cotonnier par application d'une contrainte hydrique, n'ont pas non plus observé de différence de répartition des assimilats entre capsules d'une même branche fructifère.

Ainsi, la répartition entre organes fructifères est sous contrôle des force de puits des organes. Le nombre de graines explique 72% de la variabilité de la proportion d'assimilats reçue par une capsule (**Figure 2.9**). Afin d'estimer si cette relation n'était pas biaisée par un effet de la position, il a été recherché quelle contribution la position avait sur le nombre de graines par capsule. Une relation linéaire positive entre le nombre de graines et la position de la capsule (rang de la tige principale) indique que 27% ($P < 0,001$) de la variabilité du nombre de graines est expliquée par la position (non montré). De faibles nombres de graines sont observés sur les premières branches fructifères. Jenkins *et al.*, (1990a-b) rapportent que ce sont les capsules des nœuds intermédiaires de la plante (9 à 14) qui contribuent principalement au rendement. La masse des capsules en première position augmente du nœud 6 au 12, puis diminue après le nœud 12, les capsules de petites tailles présentant un nombre et une masse de graines plus faible.

Répartition des assimilats- ^{14}C entre composants de l'organe reproducteur

Avant l'anthèse, et la fécondation des graines, les assimilats sont alloués aux carpelles. Après l'anthèse, l'allocation du ^{14}C augmente progressivement pour le coton-graine jusqu'à atteindre un niveau proche des 100% vers 300°Cjaa (**Figure 2.10 a**).

La répartition du ^{14}C entre les carpelles et le coton-graine apparaît modifiée par l'ombrage. Une proportion de ^{14}C plus importante est allouée au coton-graine sous ombrage. Cette augmentation de l'allocation s'observe chez des capsules âgées de 130 à 250°Cjaa (soit 12 à 20 jours après anthèse). D'après la bibliographie, le développement des carpelles se termine vers 21 jours après anthèse (Leffler, 1976 ; Kohel & Benedict, 1984). Il apparaît qu'en cas d'une restriction des ressources, la distribution du ^{14}C aux carpelles peut être réduite en faveur du coton-graine, ce compartiment étant prioritaire dans la stratégie de reproduction de la plante.

Au sein du coton-graine, jusqu'à environ 200°Cjaa (soit 16 jours après anthèse) les assimilats- ^{14}C sont préférentiellement alloués aux graines, leur allocation avoisinant les 80% après l'anthèse (**Figure 2.10 b**). Après ce seuil apparent de 200°Cjaa, la répartition se réalise de manière égale (répartition 50-50) entre les deux fractions. Ce seuil coïncide avec le début du remplissage en cellulose des parois secondaires des fibres, situé vers 15-18 jours après anthèse (Goynes *et al.*, 1995b), période à partir de laquelle la demande des fibres devient importante.

Toutefois, en fin de croissance après 500°Cjaa, l'allocation a tendance à augmenter en faveur des graines. D'après Stewart (1986) l'accumulation de masse dans les graines continuerait après que les fibres aient atteints une masse maximale.

L'ombrage n'entraîne aucune modification sur la répartition entre graines et fibres. Ce résultat suggère que sur le court terme, le système graine – fibre se comporte comme un seul compartiment. Effectivement, la fibre est une cellule de l'épiderme de la graine.

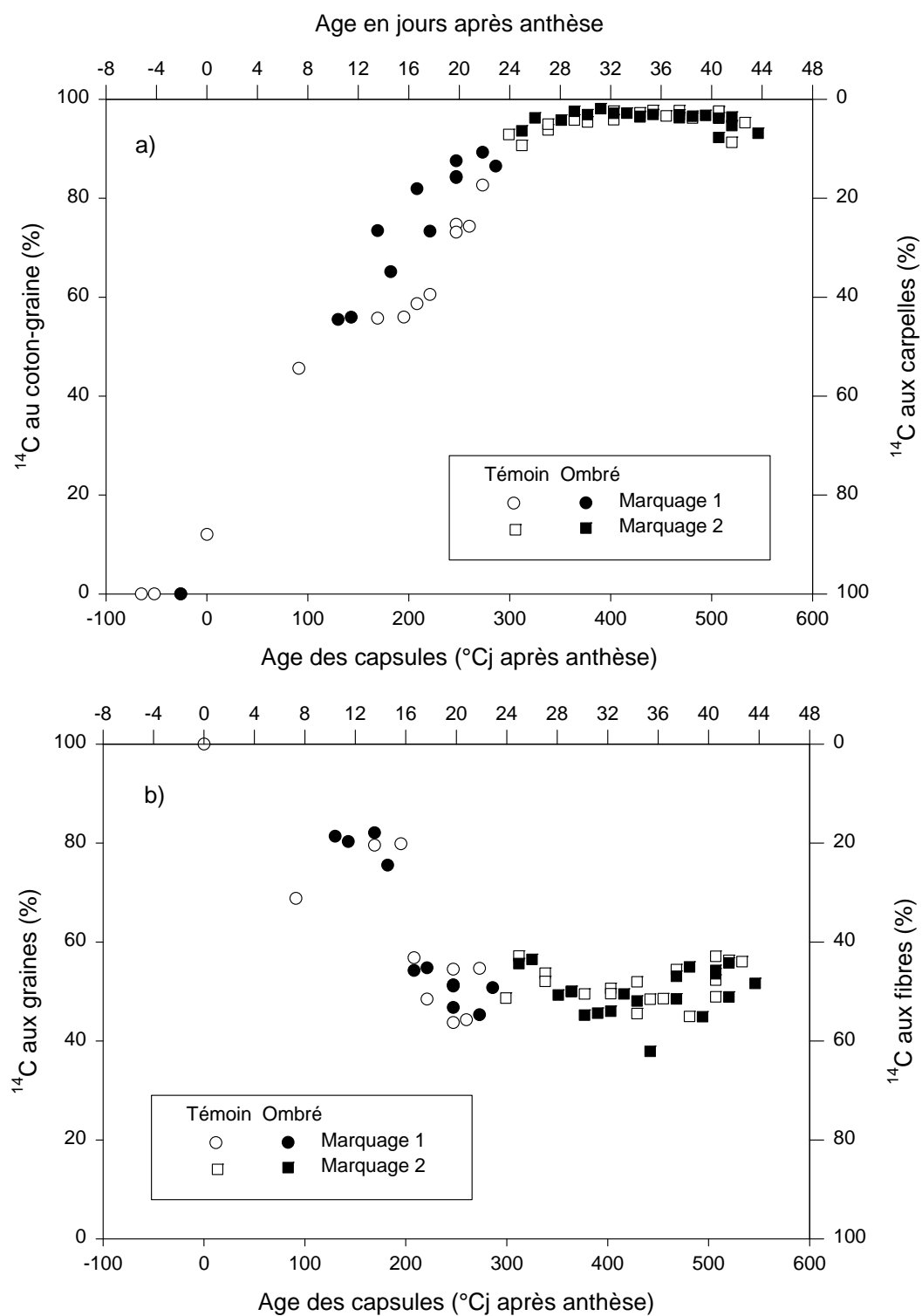


Figure 2.10 : Effets de l'ombrage sur la répartition des assimilats- ^{14}C au sein de la capsule en fonction de son âge
a) Répartition entre carpelles et coton-graine au sein de la capsule
b) Répartition entre graines et fibres au sein du coton-graine

Cependant, les assimilats doivent transiter par le tégument de la graine avant d'aboutir dans les fibres. Il est également possible que le temps de chasse de 48H ait été trop court pour permettre tous les transferts et transformations du ^{14}C au sein du coton-graine.

Benedict & Kohel, (1975) ont montré que 90 à 95% du ^{14}C assimilé était exporté aux capsules après une période de 20H. Lors de marquage de capsules âgées de 30 jours, Benedict *et al.*, (1976) ont observé que 24H après le marquage 71% de la radioactivité du coton-graine se retrouvait dans le glucose- ^{14}C . Ensuite, une diminution du glucose- ^{14}C sur 3 à 4 jours était associée à une augmentation concomitante du ^{14}C dans l'huile (réserves de la graine) et dans les fibres.

Dynamique de la croissance en masse sèche des composants de la capsule

Grâce aux marquages il a été possible d'analyser les effets de l'ombrage sur la répartition des assimilats à court terme. Mais pour prendre en compte les effets d'une contrainte de longue durée, il est nécessaire de s'intéresser aux évolutions de masse sèche des composants de la capsule.

Les dynamiques d'évolution de la masse sèche des composants de la capsule (en °Cjaa) ont été reconstituées à partir des prélèvements destructifs de l'expérimentation 1. Les capsules ont été regroupées en cinq niveaux correspondant aux groupes de nœuds de la tige principale 6 à 8, 9 à 11, 12 à 14, 15 à 17 et 18 à 20. L'âge moyen des capsules lors de l'application de l'ombrage était de 180°Cjaa pour les nœuds 6 à 8, 70°Cjaa pour les nœuds 9 à 11, -35°Cjaa pour les nœuds 12 à 14, -150°Cjaa pour les nœuds 15 à 17 et -300°Cjaa pour les nœuds 18 à 20.

Les régressions ont été réalisées sur le logiciel SigmaPlot 4.0 pour Windows (Jandel Scientific). L'estimation des paramètres est réalisée selon une procédure itérative. Le logiciel recherche les valeurs des paramètres qui minimisent la somme des carrés des écarts entre valeurs observées et prédites de la variable dépendante.

Un modèle logistique a été utilisé pour paramétrer les relations masse sèche du coton-graine et de fibres en fonction de la somme des températures depuis anthèse (Schubert *et al.*, 1973 ; Marani, 1979) :

$$y = A / (1 + (x/x_0)^B)$$

avec : y la masse de coton-graine ou de fibres par graine, x l'âge en °Cjaa, A l'asymptote supérieure, x_0 l'abscisse du point d'inflexion, et B un paramètre lié à la pente au point d'inflexion.

Nous avons vu que le nombre de graines par capsule était un des déterminants majeurs de la demande de la capsule (Figure 2.9). La dynamique de masse sèche étant reconstituée à partir de capsules différentes, et donc ne présentant pas le même nombre de graines, il a été choisi pour simplifier le modèle de travailler à partir de masse par unité de graine (seed index).

Pour le composant 'carpelles' de la capsule, il est apparu nécessaire d'introduire dans l'équation de régression un paramètre initial tenant compte d'une masse minimale de carpelles à maturité indépendamment du nombre de graines (noté A_0). Le modèle n'a pu être simplifié, et pour intégrer les différences de nombre de graines entre capsules, il a été choisi d'introduire une variable 'nombre de graines' dans l'équation (noté N). Enfin, pour intégrer la réduction de la masse sèche des carpelles en fin de développement de la capsule, le modèle gaussien modifié a été choisi :

$$y = (A_0 + AN) e^{-0,5 |(x-x_0)/B|^C}$$

avec : y la masse sèche de carpelles, x l'âge en °Cjaa, A l'asymptote supérieure, A_0 la masse minimale des carpelles, N le nombre de graines par capsule, x_0 l'abscisse du maximum de la courbe, B la valeur absolue de l'abscisse des 2 points d'inflexion, et C un paramètre de dissymétrie.

(Paramètres des modèles **annexe VI**)

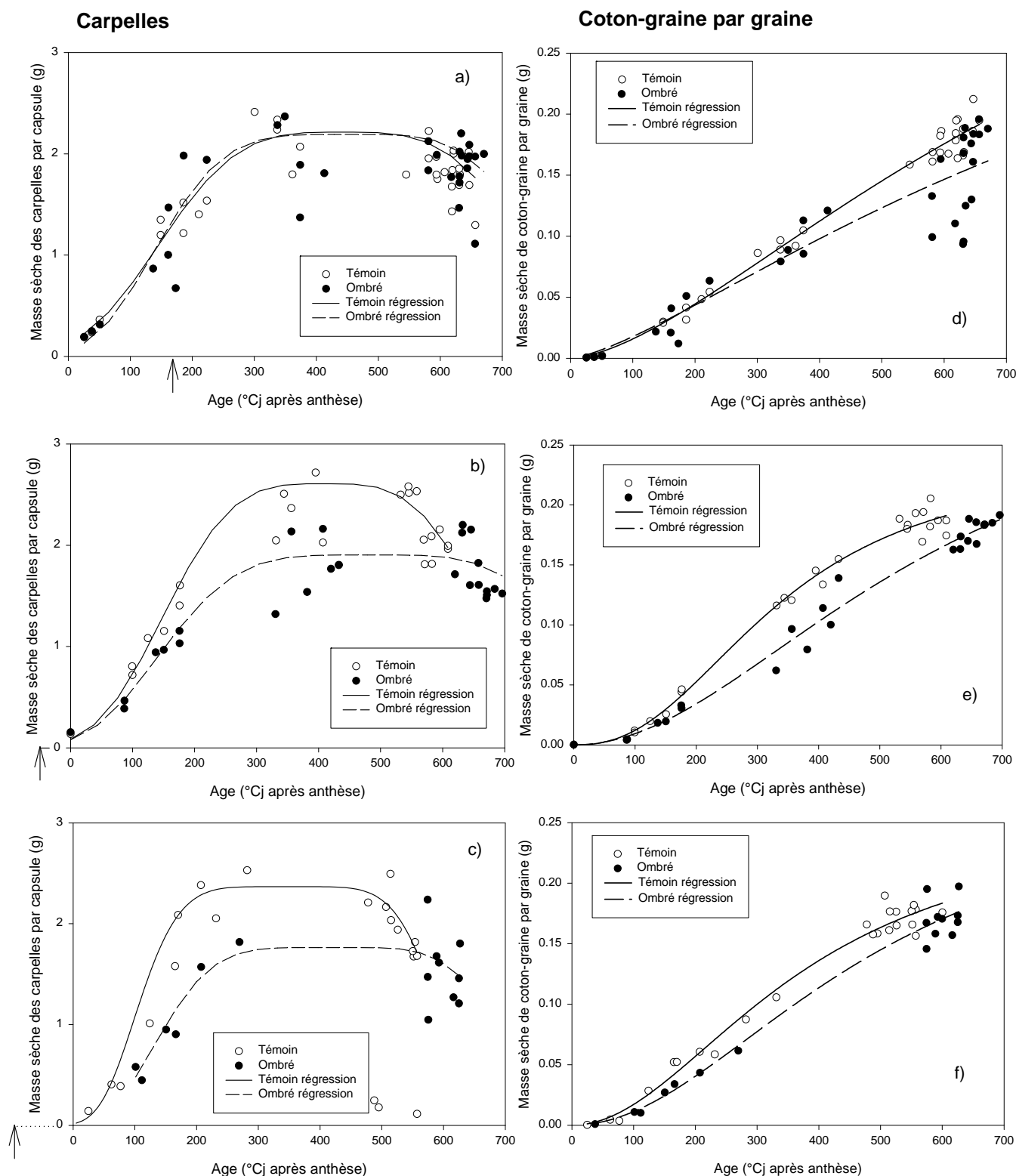


Figure 2.11 : Effets de l'ombrage sur la croissance des carpelles et du coton-graine

a -c) Masse sèche des carpelles (régression présentée pour un nombre de 30 graines par capsule)

d -f) Masse sèche de coton-graine par graine

a et d) Ombrage à 180°Cjaa, carpelles : témoin $R^2=0,96$, ombré $R^2=0,86$, $P<0,001$

coton-graine témoin $R^2=0,98$, ombré $R^2=0,83$, $P<0,001$

b et e) Ombrage à -35°Cjaa, carpelles : témoin $R^2=0,94$, ombré $R^2=0,89$, $P<0,001$

coton-graine : témoin $R^2=0,99$, ombré $R^2=0,98$, $P<0,001$

c et f) Ombrage à -300°Cjaa, carpelles : témoin $R^2=0,96$, ombré $R^2=0,96$, $P<0,001$

coton-graine : témoin $R^2=0,98$, ombré $R^2=0,97$, $P<0,001$

Mesurés à partir de l'anthèse, les carpelles atteignent leur masse sèche maximale vers 250-300°Cjaa (**Figure 2.11 a-c**). En fin de croissance la masse sèche se réduit légèrement probablement à cause d'une re-mobilisation de composés carbonés et de minéraux en faveur du coton-graine (Mutsaers, 1976 ; Leffler & Tubertini, 1976). L'importance de ce rôle de réserve physiologique des carpelles est difficile à estimer.

Il apparaît que l'ombrage appliqué vers 180°Cjaa ne modifie plus la croissance des carpelles. Par contre, il entraîne une réduction de la masse sèche finale de coton-graine par graine (**Figure 2.11 d**). L'ombrage intervenant avant la date d'anthèse (vers -35 et -300°Cjaa) réduit le taux de croissance des carpelles et du coton-graine par graine. Toutefois, la masse sèche finale de coton-graine par graine n'est pas réduite, car le taux de croissance plus faible est compensé par une durée plus longue de croissance de la capsule (**Figure 2.11 e et f**). Les carpelles présentent sous ombrage une réduction de la masse sèche maximale, suivi par une perte de masse (supposée par re-mobilisation) moins importante que celles des carpelles des témoins (**Figure 2.11 b et c**). Il est probable que sous ombrage, moins de réserves soient stockées dans les carpelles.

L'évolution de la masse sèche de fibres par graine est présentée pour chaque niveau de la plante. Le taux de croissance a été calculé à partir des évolutions de masse sèche (**Figure 2.12 a-j**). L'ombrage appliqué durant la croissance des fibres (à 70 et 180°Cjaa) entraîne une réduction immédiate du taux de croissance des fibres par graine, ce qui induit une masse finale plus faible pour le traitement ombré. De même que pour le coton-graine, l'ombrage appliqué avant la date d'anthèse (à -35, -150 et -300°Cjaa) induit une réduction du taux de croissance qui est compensée par une durée de croissance plus longue. Les masses finales de fibres par graine ne présentent pas alors de différence entre traitements. D'après ces observations, l'ombrage induit deux effets indépendants : 1) une réduction de la croissance massique des fibres, et 2) une augmentation de la durée de croissance/développement de la capsule (de l'anthèse à l'ouverture).

A l'échelle de la plante entière, il apparaît que la durée de développement de la capsule est fortement dépendante de la position de la capsule sous condition constante de lumière (**Figure 2.13 a**). Une réduction de la durée de développement de la capsule est observée des nœuds inférieurs aux nœuds supérieurs de la plante. Cette observation avait déjà été décrite par Trent *et al.*, (1993). Par contre, une durée de développement supérieure est observée en réponse à l'ombrage.

Tous traitements et stades de développement des capsules confondus, une relation positive est obtenue entre la durée de développement de la capsule et l'ICA moyen calculé sur la période de remplissage stricte de la capsule (délimitée entre le SLA et l'ouverture de la capsule) (**Figure 2.13 b**). Il est ainsi possible que la compétition pour les ressources induite par l'ombrage entraîne une augmentation de la durée de l'anthèse à l'ouverture, et ainsi une distribution sur une durée plus longue de la demande de la capsule.

Cette période de remplissage sur laquelle a été calculé l'ICA a été arbitrairement choisie entre 180°Cjaa (proche du SLA) et l'ouverture. Aucune corrélation significative n'a été obtenue pour un ICA calculé sur des périodes plus précoces de développement (de 0 à 180°Cjaa par exemple). Ainsi le choix arbitraire de la période de calcul de l'ICA pouvant affecter fortement l'analyse, cet effet d'allongement de la durée en réponse à la compétition ne peut être considéré comme un résultat réellement établi et demande des études complémentaires.

Une explication alternative de ces variations de durée pourrait être la température. Bien que la mesure de la température de l'air dans les deux traitements n'ait pas révélé de différence, et que les plantes aient été maintenues à une distance constante des lampes, il est possible que les différences d'éclairement aient affecté la température des tissus végétaux.

Fibres par graine

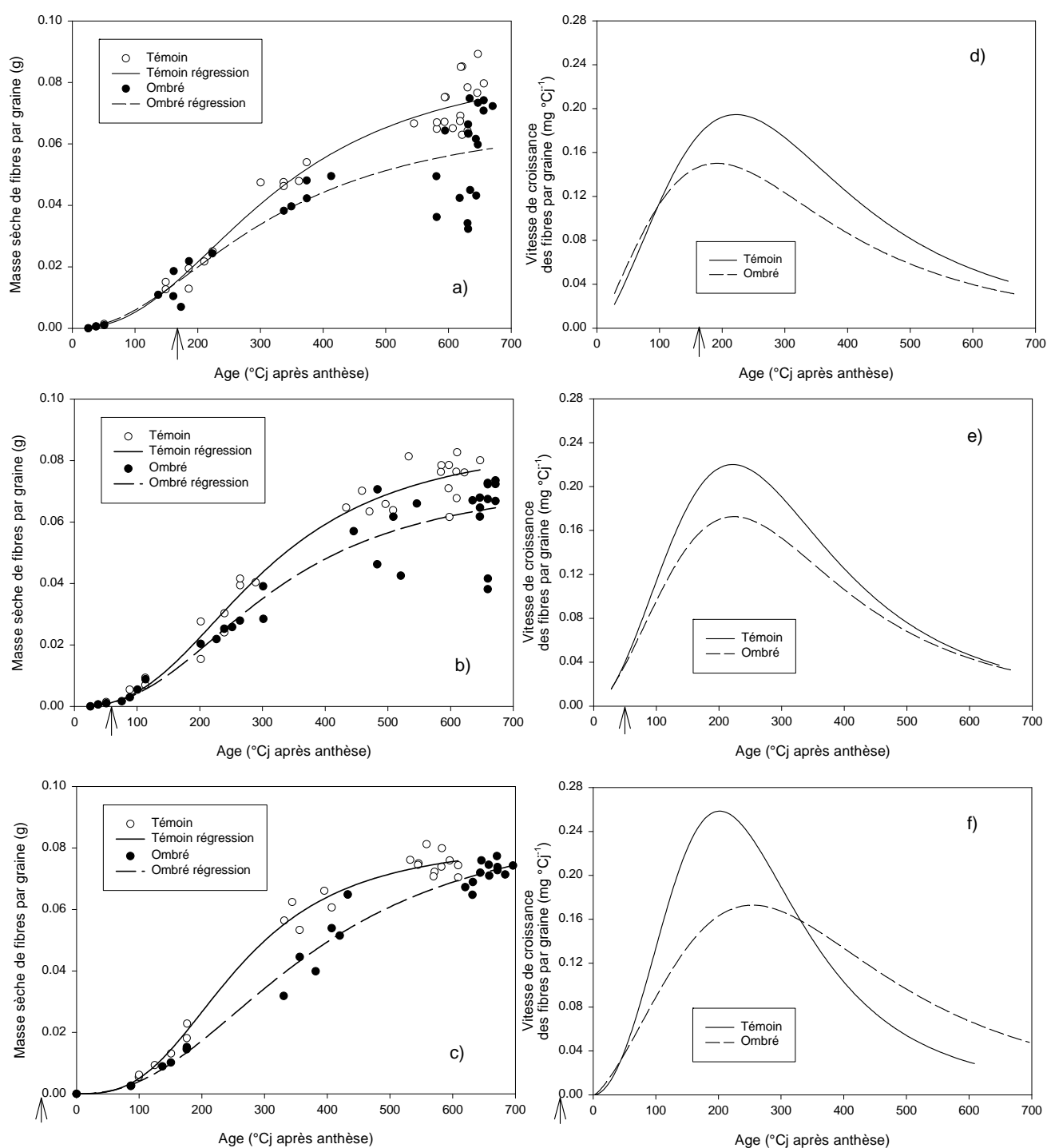


Figure 2.12 : Effets de l'ombrage sur la croissance des fibres par graine
a et d) Dynamique de masse et taux de croissance des fibres pour un ombrage à 180°Cjaa
 témoin $R^2=0,95$, ombré $R^2=0,78$, $P<0,001$
b et e) Dynamique de masse et taux de croissance des fibres pour un ombrage à 70°Cjaa
 témoin $R^2=0,97$, ombré $R^2=0,90$, $P<0,001$
c et f) Dynamique de masse et taux de croissance des fibres pour un ombrage à -35°Cjaa
 témoin $R^2=0,99$, ombré $R^2=0,98$, $P<0,001$

Fibres par graine

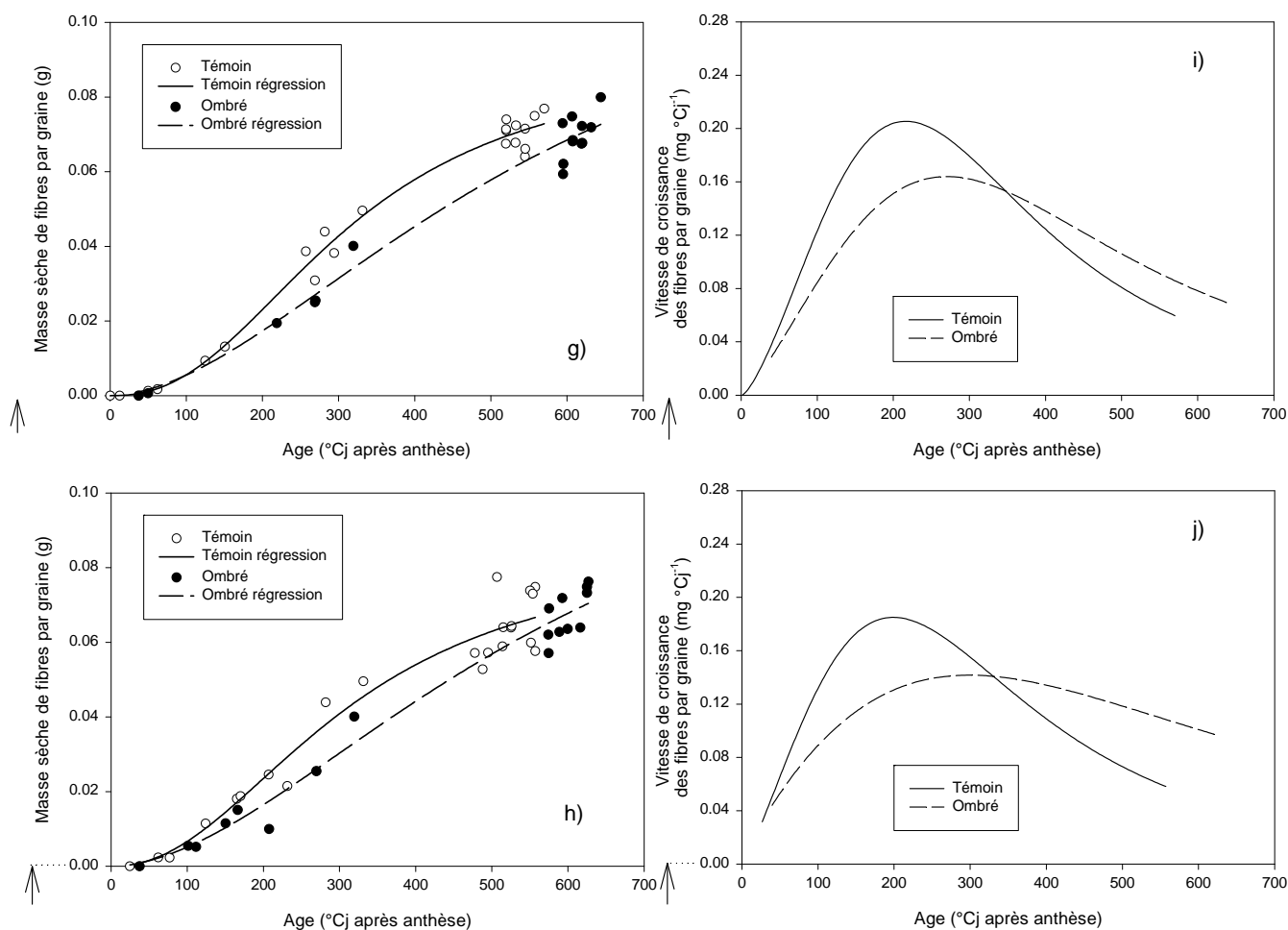


Figure 2.12 : Effets de l'ombrage sur la croissance des fibres par graine
g et i) dynamique de masse et taux de croissance des fibres pour un ombrage à -150°Cjaa
 témoin $R^2=0,99$, ombré $R^2=0,98$, $P<0,001$
h et j) dynamique de masse et taux de croissance des fibres pour un ombrage à -300°Cjaa
 témoin $R^2=0,95$, ombré $R^2=0,97$, $P<0,001$

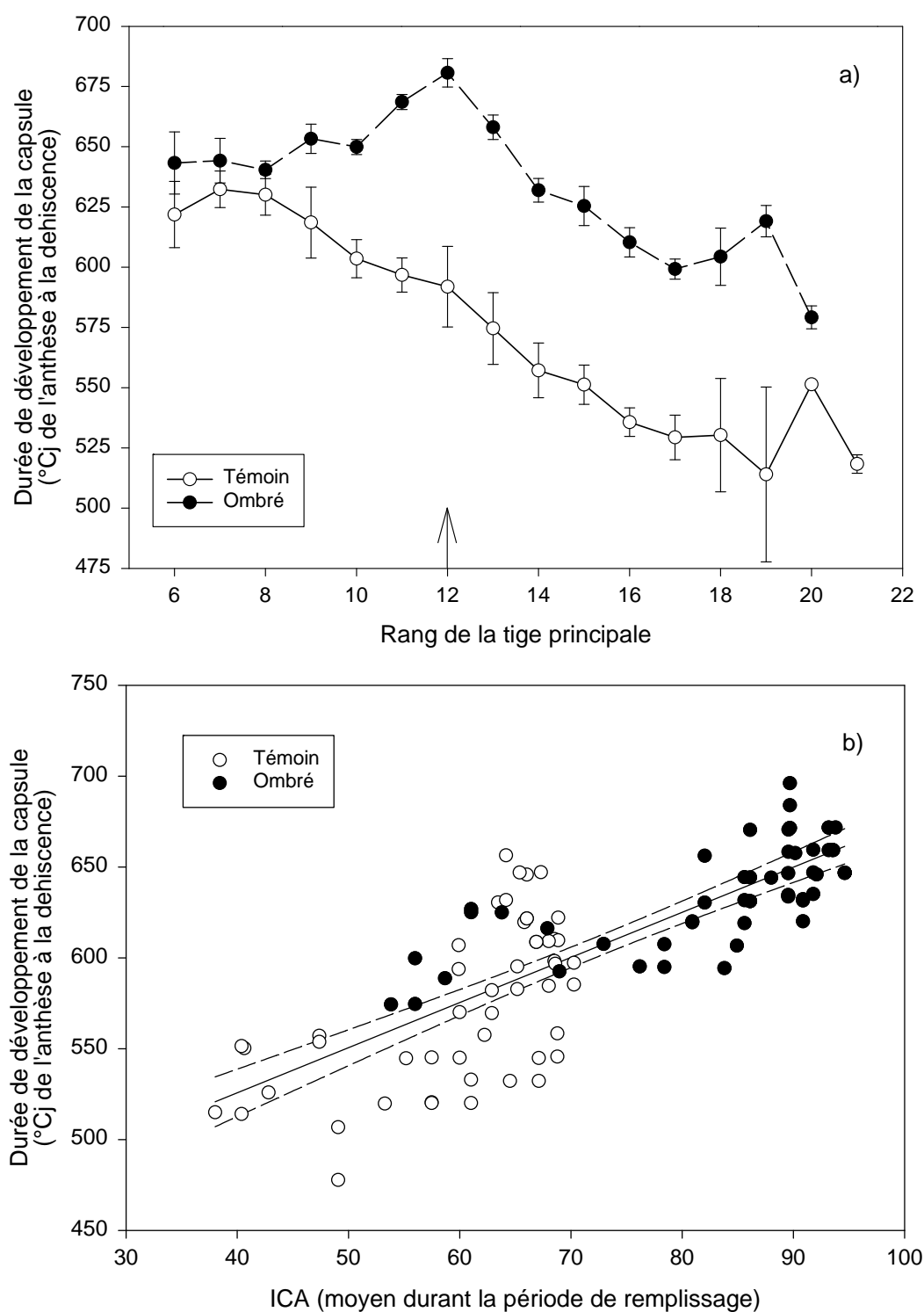


Figure 2.13 : Effets de l'ombrage et de l'ICA sur la durée de développement de la capsule
a) Évolution de la durée de développement de la capsule en fonction du rang au phytotron
 La flèche marque le rang à anthèse lors de l'application de l'ombrage
 Les barres indiquent les erreurs standards
b) Relation entre la durée de développement de la capsule et l'ICA (moyen sur la durée de remplissage (de 180°Cjaa à la déhiscence))
 $R^2=0,64$, $P<0,001$, les tirets délimitent l'intervalle de confiance au seuil de 5%

Il est généralement admis que la durée de développement de la capsule est réduite lorsque la température augmente (Hesketh & Low, 1968 ; Wanjura & Barker, 1985, Reddy *et al.*, 1999), bien que pour certains auteurs de forts maxima, au dessus de 32°C, peuvent allonger la durée (Yfoulis & Fasoulas, 1978). Au phytotron la température de jour était fixée à 27°C, qui est la température journalière optimale de croissance en masse des capsules (Hesketh & Low, 1968 ; McArthur *et al.*, 1975), et même lors des variations incontrôlées elle n'a jamais dépassée les 28,5°C. Lors des expérimentations au champ, des effets similaires sur la durée sont observés alors que les températures moyennes (et donc journalières) de l'air étaient nettement supérieures, et bien au delà de l'optimum physiologique (des maxima de 35°C ont été atteints) (**Annexe VII et I b**). La température n'apparaît donc pas être la cause des différences observées.

Conclusion

La répartition des assimilats entre organes reproducteurs présents sur la plante est fonction de la demande ou force de puits des organes, et n'est pas modifiée par une restriction en assimilats. Le nombre de graines par capsule apparaît comme un déterminant majeur de la demande de la capsule.

Au sein de la capsule, en cas de réduction de la disponibilité en assimilats, une proportion supérieure d'assimilats-¹⁴C est allouée au coton-graine aux dépens des carpelles, durant la phase de croissance des carpelles (entre 130 à 250°Cjaa). Au sein du coton-graine, sous ombrage, il n'apparaît pas de différence de répartition d'assimilats-¹⁴C entre graines et fibres à court terme, et pour un temps de chasse après marquage de 48H.

Un ombrage appliqué durant le développement de la capsule (180°Cjaa) ne modifie pas la croissance des carpelles, mais réduit la masse finale sèche du coton-graine et des fibres. Lorsque l'ombrage intervient avant la date d'anthèse, le taux de croissance des carpelles, coton-graine et fibres est réduit. Sous ombrage, des masses sèches de carpelles inférieures sont observées en faveur du coton-graine,. Mais en ce qui concerne le coton-graine et les fibres, la masse sèche finale n'est pas réduite, la réduction du taux de croissance étant compensée par une durée plus longue de développement de la capsule (ou délai d'ouverture).

En terme de répartition à court terme (marquage), moins d'assimilats sont attribués aux carpelles lorsqu'un ombrage est appliqué durant leur croissance. Cette observation ne se retrouve pas en terme de dynamique de masse des carpelles lorsque l'ombrage est appliqué à 180°Cjaa. Toutefois, un changement dans la répartition d'assimilats ne se traduit pas immédiatement par une variation de masse, il est normal que l'effet de l'ombrage se fasse remarquer plus tardivement sur les évolutions de masse, que sur les répartitions instantanées de ¹⁴C. De plus, les carpelles sont des organes photosynthétiquement actifs et sont sujets à des processus de re-mobilisation. Pour ces deux raisons on ne peut pas s'attendre à ce que la répartition du ¹⁴C reflète correctement la masse observée en cours de croissance.

La durée de développement des organes fructifères (en °Cj de l'anthèse à l'ouverture) initiés sous ombrage est allongée. Un effet de la température est exclu, ces résultats étant observés au champ et en milieu contrôlé pour des gammes de températures différentes. Il semblerait que l'augmentation de la compétition durant le remplissage de la capsule entraîne un allongement de la durée et ainsi une distribution dans le temps de la demande de la capsule. Une relation est obtenue entre la durée et l'ICA incluant également la réduction de la durée en fonction de la position de la capsule chez le témoin. Toutefois la relation étant obtenue pour un ICA moyen calculé sur une période arbitraire (de 180°Cjaa à ouverture) la validité de cette hypothèse reste à confirmer.

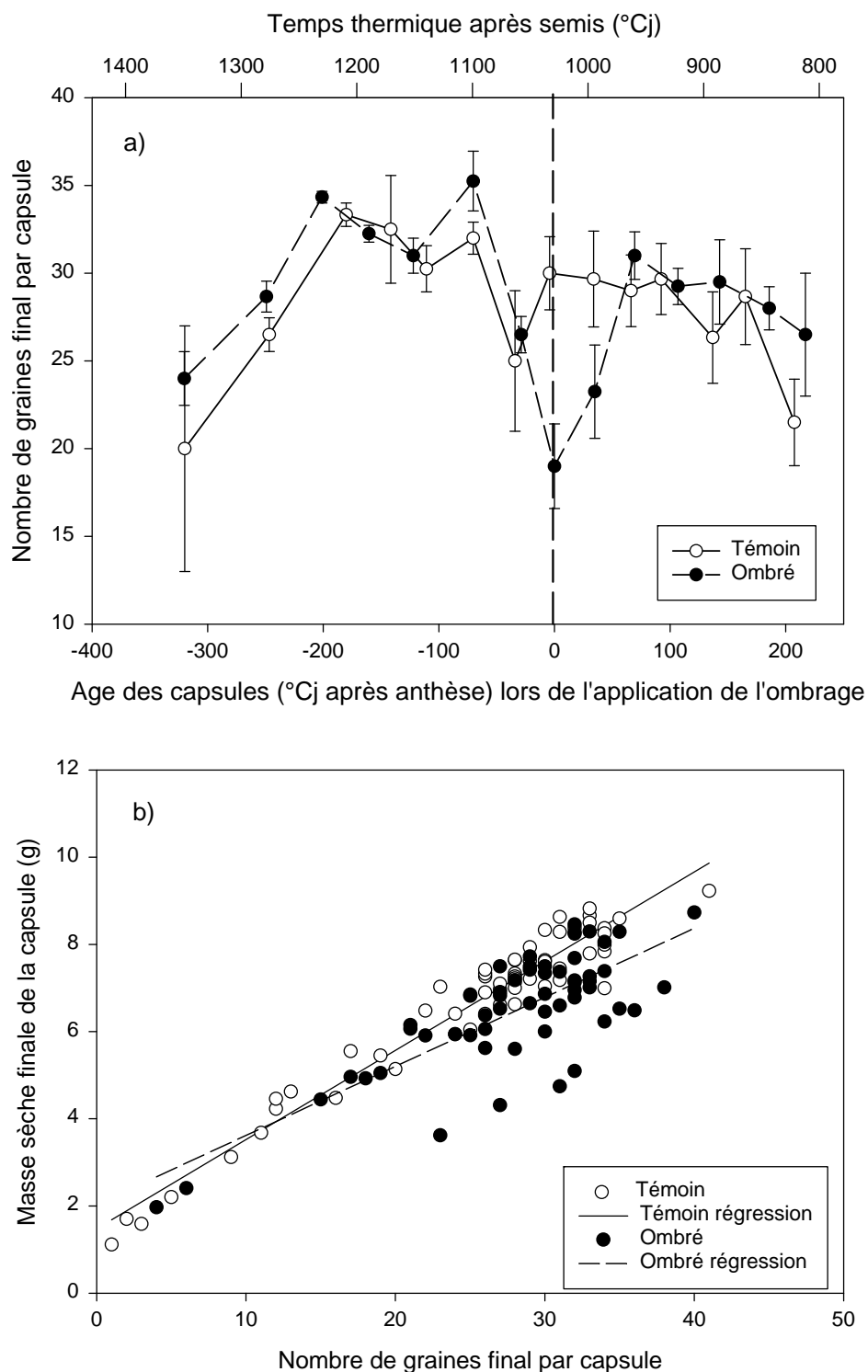


Figure 2.14 : Effet de l'ombrage sur le nombre de graines par capsule
a) Evolution du nombre de graines par capsule à ouverture en fonction de l'âge de la capsule au moment de l'application de l'ombrage
 Les barres verticales indiquent l'erreur standard de la moyenne de 4 plantes
b) Relation entre la masse sèche de la capsule à ouverture et le nombre de graines
 Relations linéaires, témoin $R^2=0,94$, ombré $R^2=0,62$, $P<0,001$

II-2-2- Phases de sensibilité à l'ombrage des composantes du rendement et des paramètres de qualité

La sensibilité à l'ombrage est analysée *a posteriori*. Le niveau des composantes atteint à la récolte après ouverture de la capsule est analysé en fonction de l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage, par comparaison des traitements témoin et ombré.

A l'échelle individuelle, il a été montré que la réponse d'une graine qui n'a pas encore commencé l'accumulation de réserves, face à une limitation de l'offre, est d'abord de réduire la multiplication cellulaire des tissus de réserves (d'où réduction de la taille finale et risque d'avortement ; Fleury, 1994). La fin de la période de sensibilité (SLA) se situe au début de la croissance rapide (Stewart, 1986 ; Crozat *et al.*, 1999). Ainsi, si une composante est sensible à une réduction de la disponibilité en assimilats alors sa valeur sera réduite si cette réduction se produit lors de sa phase de formation. Si la contrainte a lieu après cette phase, son niveau ne change pas et sa demande est fixée.

Il a été montré dans la synthèse bibliographique que le rendement en fibres à l'échelle de la capsule était déterminé par le produit du nombre de graines, de la masse potentielle de coton-graine par graine et de la fraction de fibres par coton-graine. La qualité de la fibre s'apprécie par sa longueur et des critères technologiques de maturité qui dépendent du degré d'épaississement de sa paroi en cellulose. La longueur est analysée à partir de paramètres rendant compte de sa valeur moyenne et de sa distribution par capsule : longueur moyenne, longueur de la fraction (2,5%) des fibres les plus longues, et fraction de fibres courtes (<12,7mm). Le degré d'épaississement de la paroi des fibres est exprimé par les paramètres de finesse linéique (masse par unité de longueur), de fraction de fibres immatures (de faible degré d'épaississement moyen 2) et de taux de maturité (calculé à partir de la distribution de 2).

Phases de sensibilité des composantes du rendement en fibres de la capsule

Le nombre de graines par capsule

Le nombre moyen de graines par capsule est similaire pour les deux traitements, et avoisine un nombre moyen de 28 graines par capsule (**Figure 2.14 a**). De façon générale, le nombre de graines est réduit pour les capsules ayant fleuri précocement (vers 820°Cjas) et proche du « cut-out ».

L'analyse de l'effet de l'ombrage est complexe. Lorsque l'application de l'ombrage coïncide avec l'anthèse, le nombre de graines est significativement réduit. Par contre lorsque l'ombrage est appliqué à plus de 40°Cjaa ou avant l'anthèse, l'effet est positif ou nul, mais pas négatif. La réduction du nombre de graines pour un ombrage appliqué à l'anthèse est interprétée comme un effet direct de la restriction en assimilats des capsules concernées. Alors que les effets à tendance positive observés pour un ombrage appliqué bien avant ou après anthèse doivent avoir des causes indirectes. Il est supposé qu'une augmentation du nombre de graines par l'ombrage pourrait être due à des ajustements compensatoires des puits à l'échelle de la plante (dus à l'abscission, aux variations du taux d'apparition de nouveaux organes, ou aux variations du nombre de graines, du taux de remplissage des autres capsules présentes sur la plante).

Il est connu que l'ombrage réduit le nombre de graines par fruit chez le pois (Jeuffroy, 1991) et le soja (Egli, 1997). Par contre, l'ombrage n'a pas modifié, de façon significative, le nombre de graines par capsule chez le cotonnier dans l'étude de Zaho & Oosterhuis (1995). Nos résultats suggèrent que les ressources en assimilats affectent le nombre de graines, mais que cet effet peut être masqué par des ajustements compensatoires de puits à l'échelle de la plante entière. Des études supplémentaires doivent être menées pour vérifier cette hypothèse.

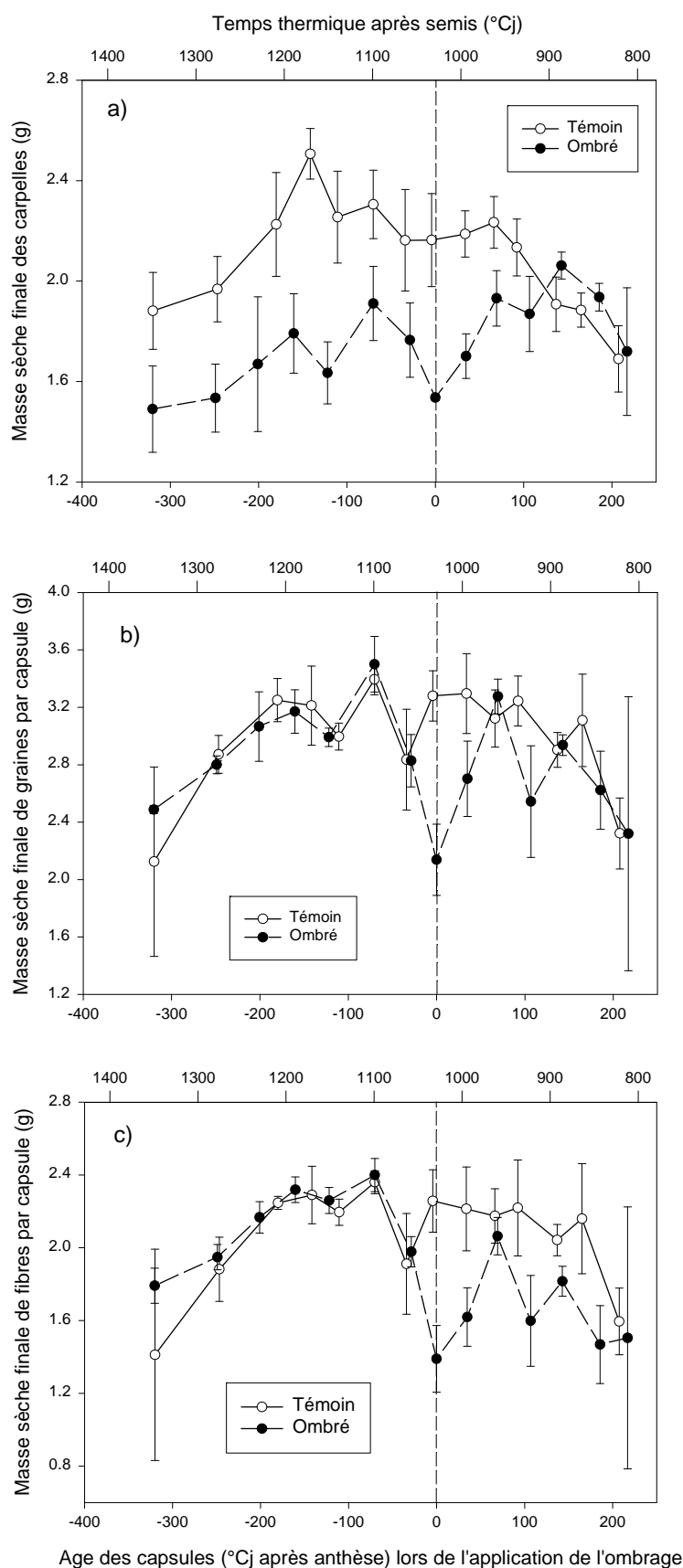


Figure 2.15 : Effets de l'ombrage sur les masses sèches finales des composants de la capsule
a) Masse sèche finale de carpelles
b) Masse sèche finale de graines
c) Masse sèche finale de fibres
en fonction de l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage
 Les barres verticales indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

Le nombre de graines par capsule est le déterminant majeur de la masse sèche finale de la capsule (**Figure 2.14 b**). Malgré une réduction de la masse sèche finale de certaines capsules des plantes ombrées comprenant un nombre élevé de graines, une analyse de covariance sur la relation entre masse sèche de la capsule et nombre de graines, n'indique pas d'effet significatif de l'ombrage.

Comme pour le nombre de graines, la masse sèche finale des capsules présente une forte réduction pour les dernières positions tous traitements confondus (non montré). Cette observation est en cohérence avec les travaux de Kerby & Ruppenicker (1989) et Jenkins *et al.*, (1990a-b) qui rapportent des masses de capsules et qualité de fibres inférieures pour les dernières capsules récoltées. Le profil de masses de capsules dans la plante apparaît relié au profil de surfaces foliaires (Oosterhuis & Wullschlegel, 1988), les capsules de petites tailles se retrouvant sur les nœuds supérieurs présentant de plus faibles surfaces foliaires (Jenkins *et al.*, 1990a-b ; et voir figure 2.3 b).

Masses sèches finales et fraction de masse

L'ombrage réduit la masse sèche finale des carpelles significativement lorsqu'il est appliqué à partir de 100°Cjaa, ou plus tôt (**Figure 2.15 a**). Lorsqu'il est appliqué plus tard il n'a pas d'effet sur la masse sèche finale probablement car l'organe est déjà différencié. Par contre, l'ombrage n'induit une réduction de la masse sèche finale de graines et fibres que lorsqu'il est appliqué à ou après anthèse (**Figure 2.15 b-c**). Ainsi, l'ombrage appliqué avant anthèse n'a pas d'effet sur la production de graines et fibres, malgré le fait que le traitement d'ombrage se poursuit durant le développement de la capsule. Cette observation peut être en partie expliquée par la réduction de la croissance des carpelles sous ombrage, au bénéfice du coton-graine (cf. Répartition du ^{14}C , figure 2.10 a). D'autres ajustements compensatoires, comme dans le cas du nombre de graines, doivent également intervenir chez ces organes fructifères n'ayant pas atteint le stade de l'anthèse lors de l'application de l'ombrage.

A l'échelle de la graine, l'ombrage induit une réduction de la masse sèche finale de graine et fibres lorsqu'il est appliqué après l'anthèse, à partir de 70-100°Cjaa jusqu'à 180°Cjaa (**Figure 2.16 a-b**). Le rapport de masses de fibres sur coton-graine, indiquant la répartition de masse sèche entre graines et fibres, varie fortement en fonction de la position de la capsule et du traitement (**Figure 2.16 c**). Sous condition constante de lumière le rapport est constant, d'environ 0,41, pour toutes les capsules ayant fleuri avant 1200°Cjaa. Une chute de ce rapport est observée dans le cas d'une floraison plus tardive, probablement en raison de la compétition croissante. L'ombrage réduit significativement le rapport de masses de fibre sur coton-graine lorsqu'il est appliqué à, et après, l'anthèse. Par conséquent, moins de fibres, en terme de masse, sont produites par graine lorsque la lumière est réduite durant la croissance des fibres et graines. Par contraste, mais de façon non significative, un rapport de masses de fibres sur coton-graine plus fort sous ombrage est observé lorsque l'ombrage est appliqué bien avant l'anthèse. Cette tendance positive doit être également due à des ajustements compensatoires de puits chez d'autres organes fructifères de la plante.

Phases de sensibilité des paramètres de qualité

Longueur des fibres

La longueur des fibres présente une forte variabilité en fonction de la localisation des fibres sur la graine (Vincke *et al.*, 1985). Ainsi des paramètres estimant la distribution de longueur doivent être pris en compte en plus de sa valeur moyenne.

La **figure 2.17** présente un histogramme de la longueur des fibres provenant des capsules à anthèse lors de l'application de l'ombrage (témoin et ombré). L'histogramme permet le calcul de la valeur moyenne, de la longueur des fractions de fibres les plus longues (2,5%) et la fréquence de fibres courtes (<12,7mm).

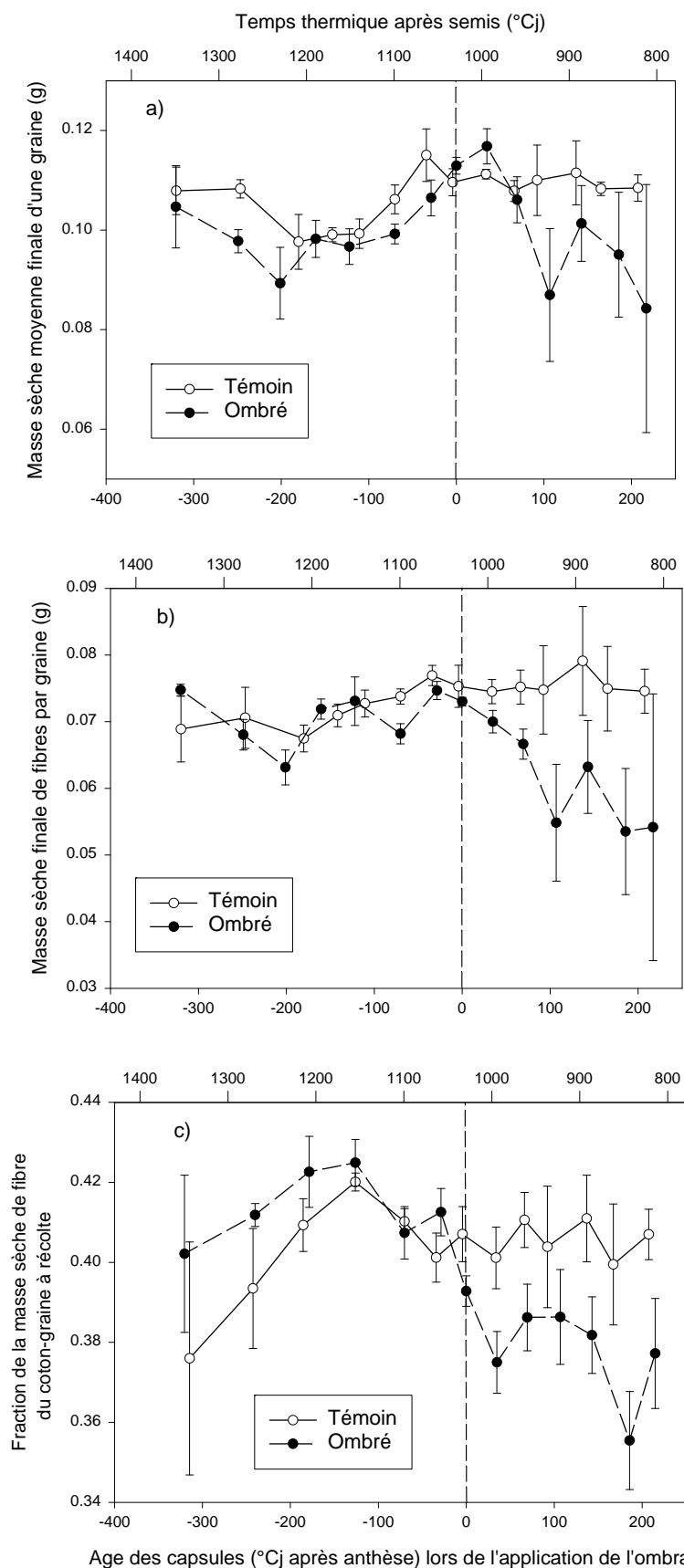


Figure 2.16 : Effets de l'ombrage sur la masse sèche finale et fraction par graine
a) Masse sèche finale moyenne d'une graine
b) Masse sèche finale de fibres par graine
c) Rapport de masse de fibres sur masse de coton-graine
en fonction de l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage
 Les barres verticales indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

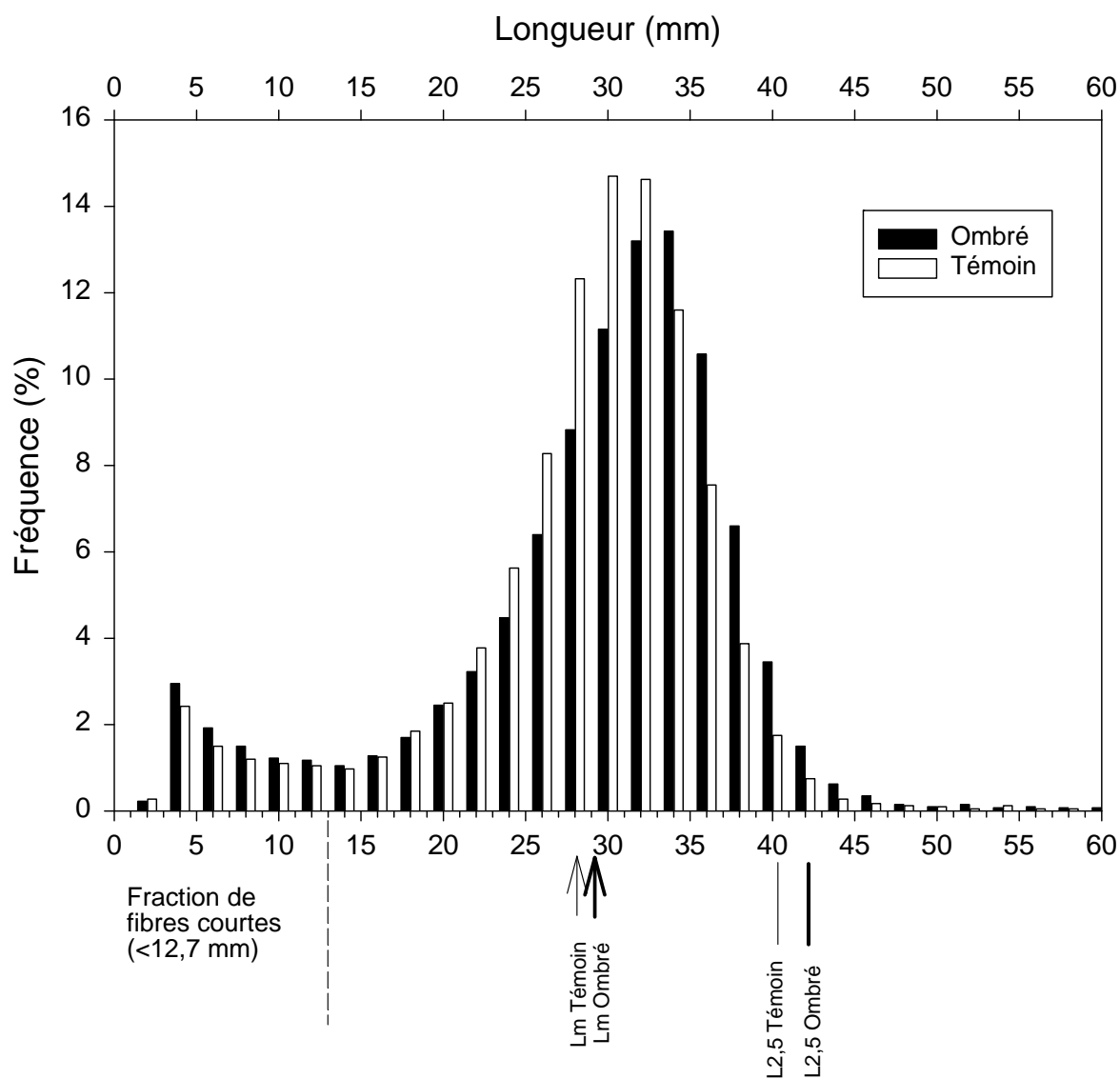


Figure 2.17 : Distribution par nombre de la longueur des fibres mesurée par capsule
 Les flèches indiquent la longueur moyenne des fibres des traitements témoin et ombré (Lm)
 Les traits pleins indiquent la longueur de la fraction (2,5%) des fibres les plus longues (L2,5)
 des traitements témoin et ombré

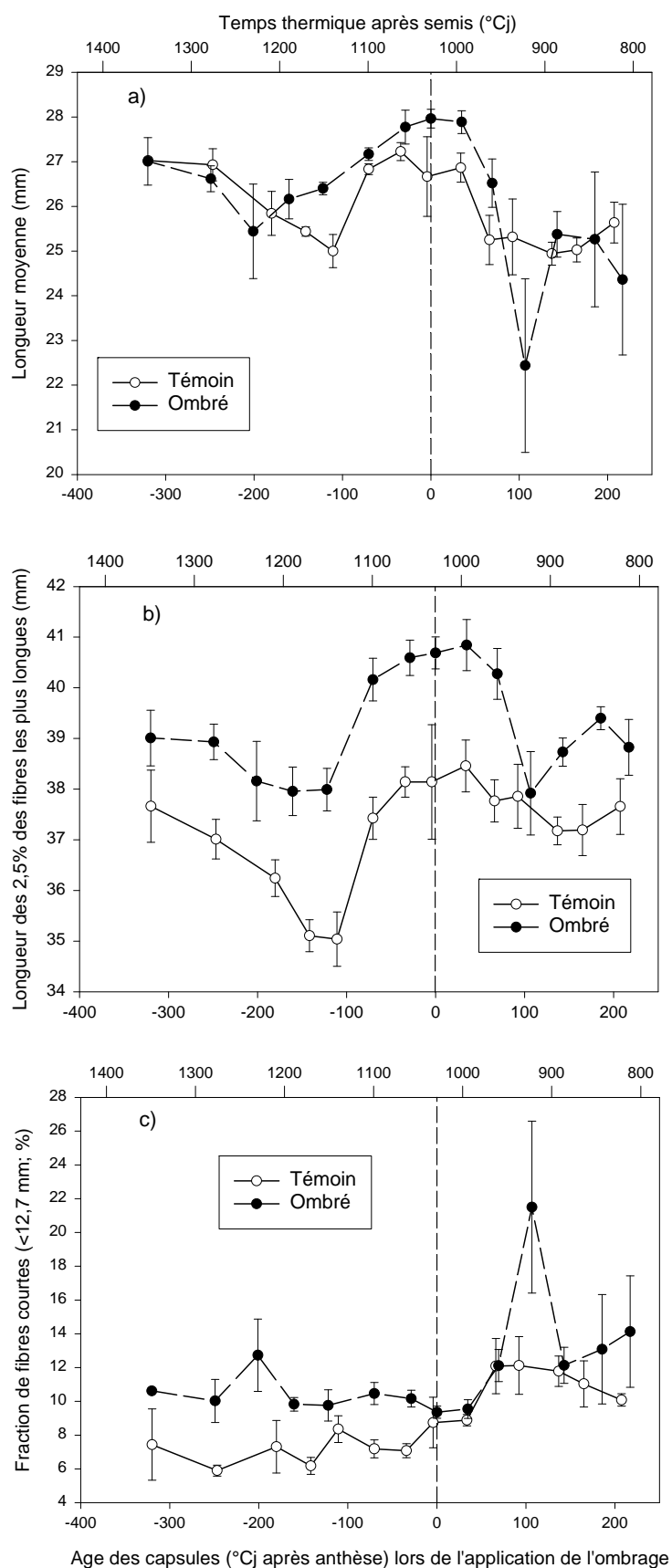


Figure 2.18 : Effets de l'ombrage sur les paramètres de longueur
a) Longueur moyenne
b) Longueur de la fraction des 2,5% des fibres les plus longues
c) Fraction de fibres courtes (<12,7mm)
en fonction de l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage
 Les barres verticales indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

Il est difficile d'analyser l'effet de l'ombrage sur les paramètres de longueur.

L'ombrage modifie la distribution de la longueur des fibres. La longueur de la fraction des fibres les plus longues est significativement supérieure et la fraction de fibres courtes plus importante pour les plantes ombrées. La longueur moyenne, bien que présentant des valeurs supérieures, n'est pas très affectée (**Figure 2.18 a-c**).

Il n'apparaît pas de façon évidente, une période de sensibilité marquée des paramètres de longueur. Il semblerait plutôt que les différences entre traitements soient dues à des effets indirects et non en réponse directe à une restriction en assimilats. Cet effet d'accroissement de la longueur sous ombrage est surprenant, toutefois, Eaton & Ergle (1954) et Pettigrew (1995), avaient également noté une réduction de la maturité ainsi qu'une augmentation de la longueur des fibres sous ombrage. Nous supposons initialement que la longueur n'était pas sous déterminisme trophique, mais il est possible que les différences de distribution de longueur soient reliées à des défauts de maturité des fibres.

Degré d'épaississement des fibres

Les valeurs de degré d'épaississement des fibres, qu'elles soient exprimées par la finesse linéique, la fraction de fibres immatures ou le taux de maturité, sont toujours inférieures pour le traitement ombré par rapport à celles du témoin (**Figure 2.19 a-c**).

Les fibres moins remplies du traitement ombré, plus fragiles, ont pu être cassées plus facilement lors des traitements mécaniques (lors de l'égrenage qui est un processus industriel classique). Et entraîner comme résultat un nombre de fibres courtes plus important et une modification de la distribution de la longueur et donc de la fraction des fibres les plus longues. Cette hypothèse n'explique pas toutes les différences entre traitements, les valeurs moyennes de longueur ayant tendance à être supérieures chez le traitement ombré.

A titre indicatif, les valeurs moyennes des paramètres de remplissage sont données pour le champ et le phytotron, ainsi que des tableaux d'interprétation (**Tableaux 2.4 et 2.5**). Des valeurs inférieures sont observées au phytotron, mais dans des niveaux qui ne sont pas réellement dépréciatifs.

Un effet de la position de la capsule sur le remplissage des fibres est observé tous traitements confondus, les fibres des nœuds inférieurs (des capsules ayant fleuri entre 820 et 1000°Cjas) présentant les niveaux les plus faibles de remplissage et également la plus forte variabilité entre capsules (plus grande erreur standard).

Une relation a été obtenue entre la durée de développement de la capsule et l'ICA calculé sur la période de remplissage (180°Cjaa à ouverture) indiquant un allongement de la durée avec l'augmentation de la compétition (**Figure 2.13 b**). Une relation linéaire négative est obtenue entre la durée de développement de la capsule et le taux de maturité (**Figure 2.20**). Ces résultats indiquent qu'une augmentation de la durée de développement de la capsule causée par l'ombrage (**Figure 2.13 a**) est associée avec une réduction de la maturité des fibres (**Figure 2.20**), et avec une augmentation de la compétition (**Figure 2.13 b**), qui est probablement la cause des deux précédentes.

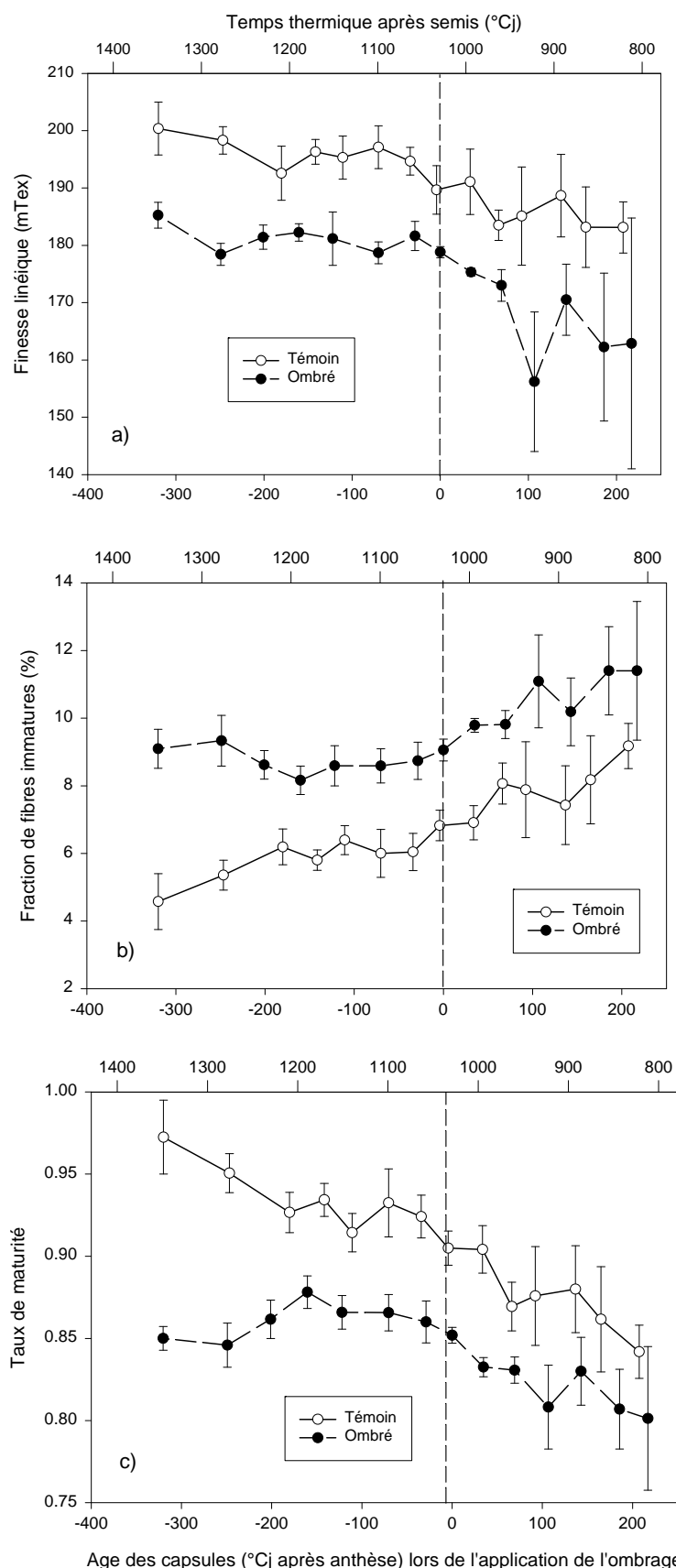


Figure 2.19 : Effets de l'ombrage sur les paramètres de remplissage des fibres
a) Finesse linéique
b) Fraction de fibres immatures
c) Taux de maturité
en fonction de l'âge des capsules lors de l'application de l'ombrage
 Les barres verticales indiquent les erreurs standards de la moyenne de 4 plantes

Tableau 2.4 : Moyenne et écart – type de la finesse linéique (Fine), de la fraction de fibres immatures (IFC) et du taux de maturité (Tx Mat), à ouverture, par milieu et traitement.

Sur l'ensemble des milieux et traitements les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%

Milieu	Traitement	Fine (mTex)	IFC (%)	Tx Mat
Phytotron	Témoin	191,0 ± 9,2 a	6,8 ± 1,6 b	0,91 ± 0,05 b
	Ombre	175,0 ± 13,2 c	9,5 ± 1,6 a	0,84 ± 0,03 c
Champ	Témoin	190,5 ± 6,2 a	5,4 ± 1,1 d	0,94 ± 0,03 a
	Ombre	186,8 ± 8,1 b	5,8 ± 1,0 c	0,93 ± 0,03 a

Tableaux 2.5 : Interprétation des valeurs de finesse linéique, de fraction de fibres immatures (IFC) et du taux de maturité (AFIS; Cotton Incorporated Fiber Chart, 1995)

Finesse (millitex)	Description
En dessous de 125	Très fine
125 à 175	Fine
175 à 200	Moyenne
200 à 250	Epaisse
Au dessus de 250	Très épaisse

IFC (%)	Description
4 à 8 %	Faible (très mature)
8 à 14 %	Moyen (mature)
14 à 18 %	Fort (Immature)

Taux de maturité	Description
En dessous de 0,7	Anormal
0,7 à 0,8	Immature
0,8 à 1,0	Mature
Au dessus de 1,0	Très mature

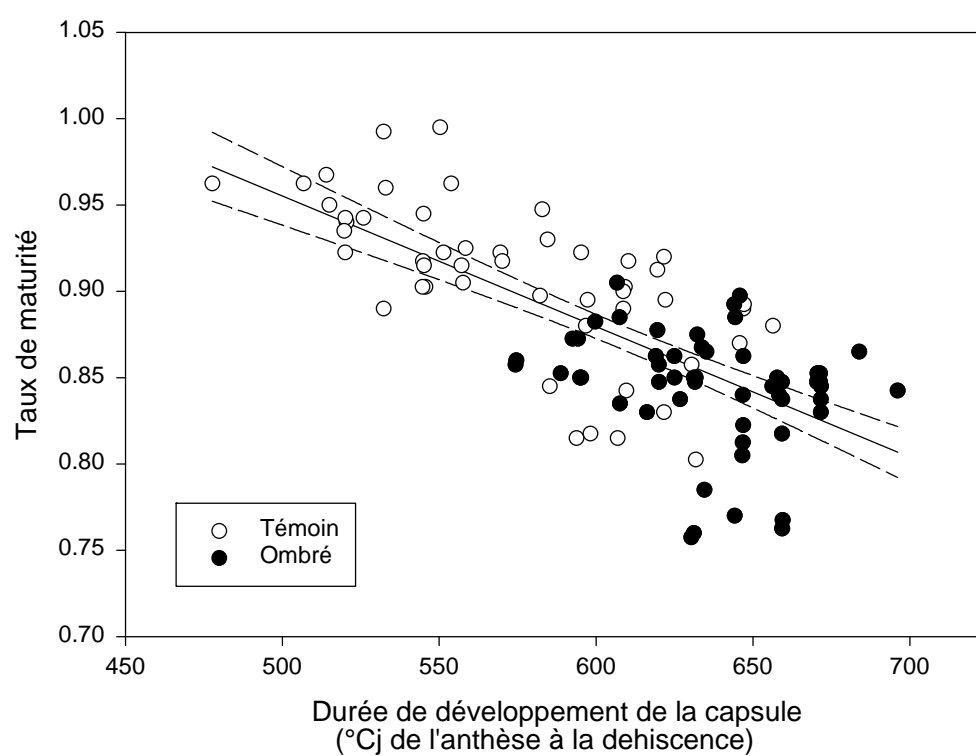


Figure 2.20 : Relation entre le taux de maturité et la durée de développement de la capsule (en °Cj_{aa} de l'anthèse à l'ouverture)

Relation linéaire, $R^2 = 0,51$, $P < 0,001$, les tirets délimitent l'intervalle de confiance au seuil de 5%

Conclusion

Les figures 2.14 à 2.16 permettent d'estimer les phases de sensibilité à une restriction en assimilats des composantes du rendement en fibre, en ne considérant que les effets négatifs observés (les effets positifs étant considérés comme le résultat d'ajustements dans la plante).

La masse sèche des carpelles est sensible à l'ombrage jusqu'à la fin de la différenciation des carpelles, à partir d'au moins -400°Cjaa jusqu'à 100°Cjaa (Figure 2.15 a), une réduction ayant lieu au bénéfice de la croissance des graines et fibres. Le nombre de graines est sensible à l'ombrage à et peu de temps après l'anthèse (0 à 40°Cjaa , figure 2.14 a). Cet effet n'est pas lié à la présence propre d'un ombrage à anthèse, mais à l'imposition d'un ombrage pendant cette période. On peut conclure que le nombre de graines est particulièrement sensible à la modification du niveau de ressources à anthèse. Il est possible que la fourniture des assimilats aux tissus reproducteurs s'ajuste rapidement à la contrainte (hypothèse de compensation), et donc, que seul la coïncidence de la contrainte avec l'anthèse induise une réduction du nombre de graines.

La masse de fibres par capsule présente deux phases de sensibilité, la première à, et peu après, anthèse (reflétant l'impact de la réduction du nombre de graines) et la seconde entre 100 et 180°Cjaa . Durant cette dernière phase, la priorité est apparemment donnée au développement de la graine sur celui des fibres. L'association de ces deux phases de sensibilité des fibres (de 0 à 180°Cjaa) coïncide remarquablement avec la phase de sensibilité à l'abscission, délimitée par le SLA.

Les phases de sensibilité des paramètres de qualité (longueur et remplissage) sont plus difficiles à estimer. Les valeurs de finesse et de maturité ont toujours été inférieures pour le traitement ombré, mais une phase particulière de sensibilité n'a pas pu être identifiée. Par contre, un effet négatif de la compétition durant le remplissage des fibres (180°Cjaa à ouverture) sur la maturité des fibres a été observé, au travers de la durée de développement. L'élongation de la fibre n'apparaît pas être sous détermination trophique directe, mais un effet indirect du niveau de remplissage (rupture des fibres) peut jouer sur la distribution de longueur des fibres par capsule. Cette hypothèse reste préliminaire en attendant une vérification expérimentale.

III- Discussion générale – Conclusion

III-1- Synthèse des résultats et critiques de l'approche

Comparaison entre environnements : phytotron - champ

Au champ, les contraintes dues à l'itinéraire cultural et à la disponibilité en eau n'ont pas permis une analyse fine des effets de l'ombrage à l'échelle de la capsule. Toutefois, les comportements des plantes sous traitements d'élagage et l'ombrage sont apparus comparables entre environnements, en terme de répartition de masse sèche entre parties végétative et reproductrice (Tableau 1.3a et 2.1), de réductions des masses sèches et surfaces foliaires (Tableau 1.3b et figures 2.3a et 2.4), et d'apparition des organes fructifères (Figures 1.2 et 2.5 ; malgré quelques différences en raison de la date tardive d'application de l'ombrage et du traitement par un régulateur de croissance au champ).

Les différences les plus importantes s'observent pour le taux d'abscission, plus élevé au champ (Figures 1.3a et 2.6a), et la durée de développement des capsules (d'anthèse à ouverture) également plus importante au champ (Annexe VII et figure 2.13a). Les paramètres moyens de qualité par plante présentent également quelques différences, des longueurs moyennes plus faibles et des fractions de fibres plus fortes au champ (non montré), ainsi que des niveaux de maturité plus élevés (Tableau 2.4).

Il est possible que ces différences soient à mettre en relation avec les conditions climatiques, et principalement la température. Reddy *et al.*, (1992) ont observé une abscission accrue de jeunes organes fructifères exposés à des températures moyennes journalières supérieures à 28°C. Ces valeurs ont été largement atteintes au champ (Annexe Ia). De fortes températures peuvent allonger la durée de développement des capsules, au dessus de 32°C (Yfoulis & Fasoulas, 1978). Reddy *et al.*, (1999) ont montré que le taux de croissance de capsules et la masse finale se réduisaient pour des températures moyennes sur la durée de développement de la capsule supérieures à 25°C (moyenne d'anthèse à ouverture). Ces auteurs ont observé une réduction de la longueur et un taux de fibres courtes plus élevé avec l'augmentation de la température, ainsi que des valeurs inférieures de finesse et de maturité des fibres pour des températures moyennes de développement de 32°C.

Au champ, la température moyenne calculée durant le développement avoisine les 29°C, alors qu'en phytotron elle est de 25,5°C. Les différences de températures moyennes de développement entre champ et phytotron peuvent être à l'origine des différences de fractions de fibres courtes, plus élevées au champ. Mais en terme de masse de capsule et taux de maturité de fibres, l'effet négatif décrit des fortes températures n'apparaît pas. Pour ces paramètres les valeurs ont tendance à être supérieures au champ.

Il est probable qu'en phytotron les niveaux lumineux atteints aient constitué des conditions limites pour un fonctionnement optimal des plantes (rayonnement à un mètre des lampes de 600 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Pour donner une idée des niveaux lumineux au champ et en phytotron, nous avons calculé la radiation photosynthétiquement active (PAR) à l'échelle de la journée à partir des enregistrements horaires. Au champ en moyenne au dessus du couvert des plantes témoins un PAR de 24,1 $\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ est obtenu et de 11,5 $\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sous ombrage. En phytotron, les valeurs sont de 12,8 $\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour le traitement témoin et 9,6 $\text{MJ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour l'ombré.

Il apparaît difficile de comparer les résultats à l'échelle des organes fructifères en regard des conditions très différentes entre les deux environnements. Toutefois, en vue d'un comportement des plantes similaire en réponse aux traitements, ces études permettent de décrire un fonctionnement généralisable du cotonnier face à une restriction des ressources en assimilats.

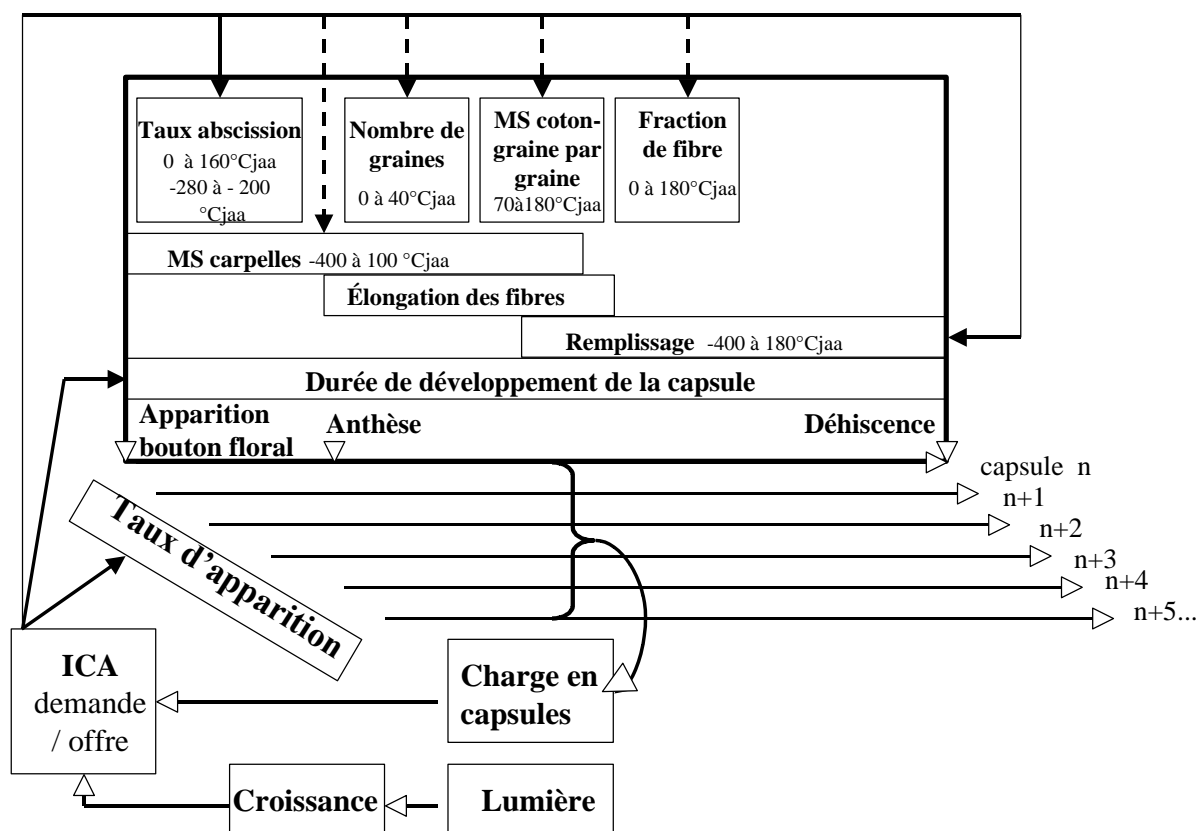


Figure 3.1 : Schéma conceptuel des effets de la compétition sur les ajustements de puits, le rendement en fibres et la qualité

Les flèches pleines indiquent les relations directes (corrélations significatives avec l'ICA), celles en pointillé les relations indirectes (effets significatifs de l'ombrage).

Les périodes de sensibilité à la compétition sont indiquées en °Cj après anthèse.

Intégration des résultats dans un schéma conceptuel des effets de la compétition sur les ajustements de puits, le rendement en fibres et la qualité

Le schéma de la **figure 3.1** intègre les résultats des effets de la compétition trophique sur les ajustements de puits, le rendement en fibres et la qualité.

La demande totale des organes déjà mis en place en rapport avec l'offre disponible (ICA) conditionne l'apparition de nouveaux sites fructifères (Figure 3.1 : « taux d'apparition »).

A l'échelle de l'organe fructifère, le rapport demande sur offre va influencer sur sa rétention (probabilité d'abscission), sur la croissance en masse sèche des carpelles (qui peuvent éventuellement représenter une réserve pour la croissance du coton-graine) et sur les niveaux des composantes du rendement en fibres. Chacun de ces paramètres est sensible à la disponibilité en ressource durant des périodes particulières (estimées sur le schéma) pouvant se chevaucher dans le temps. Les phases de sensibilité de la qualité des fibres n'ont pu être déterminées. Le degré de remplissage des fibres a toujours été inférieur pour les capsules du traitement ombré. Le traitement d'ombrage n'a pas eu d'effet significatif sur la longueur moyenne des fibres, mais des distributions différentes de longueur par capsule ont été observées pour le traitement d'ombrage, en liaison avec le moindre remplissage des fibres.

La compétition ne joue pas exclusivement sur les paramètres quantitatifs mais aussi sur les durées ou vitesses de réalisation, comme le taux d'apparition des organes fructifères et la durée individuelle de leur développement.

Ainsi pour chacun de ces paramètres quantitatifs et temporels, ont été observés des effets significatifs de l'ombrage. Ces effets sont en général de nature réductrice, réduisant la demande ou la distribuant dans le temps. Dans certains cas, des corrélations significatives ont été obtenues entre ces paramètres et l'ICA, un ajustement réducteur des paramètres étant généralement associé avec de hauts niveaux de compétition.

Critiques de l'approche

Toutefois, de telles corrélations réalisées sur différents stades de développement des plantes, soulignent les limitations du dispositif expérimental, qui confond l'ontogenèse des plantes et le développement individuel des organes fructifères. Les différents organes, qui apparaissent successivement, ne sont pas affectés uniquement par des relations de compétition mais également par l'âge de la plante. Cet effet de l'âge de la plante doit intervenir dans le cas de la durée de développement des capsules, qui décroît des positions inférieures aux supérieures (Trent *et al.*, 1993) alors que la compétition (charge en capsule) augmente (Figure 2.13 a). L'augmentation de la compétition par l'ombrage induit, par contre, un effet opposé. Ainsi, les comparaisons les plus significatives entre capsules d'une plante (en fonction de la date d'application de l'ombrage) sont celles faites entre capsules de dates d'apparition pas trop éloignées.

Il doit être noté également que certains des effets provoqués par l'ombrage sont indirects et donc inaccessibles à l'analyse. C'est le cas pour le nombre de graines (Figure 2.14 a), qui est significativement réduit lorsque l'ombrage est appliqué durant la phase de formation du nombre de graines (proche anthèse, effet direct), mais supérieur pour des capsules âgées de -200 à -300°Cjaa lors de l'application de l'ombrage (effets indirects). De tels effets positifs de l'ombrage sur les composantes du rendement sont aussi observés pour la fraction de fibres par graine (Figure 2.16 c), et sont probablement causés par des effets cumulatifs d'ajustement conduisant à une surcompensation sous contrainte lumineuse.

Les plantes ont été réduites à un système simplifié ne présentant qu'une seule série d'apparition d'organes fructifères, dans le but de permettre l'expression des différents ajustements. Cette étude a pu montrer qu'en réponse à une limitation en assimilats due à une réduction de l'éclairement, trois types d'ajustements des puits intervenaient :

1) l'élimination des puits individuels (organes fructifères, graines), 2) la réduction de la taille des puits individuels (masse finale des carpelles, graines et fibres), 3) un ralentissement du développement (taux d'apparition des boutons floraux, durée de développement de la capsule), afin de distribuer la demande en assimilats sur une plus longue période.

Ces ajustements doivent être interprétés à l'échelle de la plante entière, qui continue à produire de nouveaux puits alors que la demande de ceux déjà en place doit être satisfaite.

L'élagage a permis de simplifier l'analyse (interaction âge – position, analyse en dynamique), et a permis également de réduire l'abscission des organes fructifères, qui aurait pu perturbée le système si elle avait été trop forte, et de favoriser la croissance des capsules maintenues. Pour la même raison, les réductions de l'éclairement ont été appliquées lorsque une charge significative de capsules était en place mais avant le « cut-out ». Ces choix expérimentaux rendent le dispositif très éloigné d'une culture de production, mais permettent l'analyse des mécanismes gouvernant la régulation trophique de la genèse des puits.

III-2- Perspectives

III-2-1- Outil de diagnostic des contraintes : analyse en rétrospective des composantes du rendement

Classiquement l'élaboration du rendement peut être représentée sous la forme d'un schéma de mise en place chronologique des composantes déterminant la structure du rendement.

Il en résulte une approche analytique basée sur l'hypothèse que les composantes individuelles du rendement observées à maturité sont des indicateurs des conditions de croissance durant la période où elles sont formées.

Une perspective tirée de cette approche est d'utiliser les composantes du rendement à récolte pour diagnostiquer les contraintes durant la culture.

Le schéma théorique utilisé pour l'analyse des relations entre composantes, en absence de facteur limitant autre que le rayonnement, entre une composante C_{n+1} et la composante précédemment formée C_n est présenté **figure 3.2**

Lorsqu'une composante s'élabore, son potentiel ou la valeur maximale qu'elle peut atteindre se détermine en fonction du niveau de compétition auquel elle est soumise. Ce niveau de compétition est estimé par la composante antérieure déjà mise en place.

En absence de compétition la valeur potentielle est alors liée aux caractéristiques génotypiques de la variété, nommée « maximum variétal ». Ce maximum constitue une limitation de type puits. Il est indépendant de la valeur de la composante précédente (Siband *et al.*, 1999).

A partir d'un certain niveau de la composante n , appelé « seuil d'entrée en compétition », une compétition est induite pour les ressources. On parle alors d'une limitation de type source. Les deux composantes sont alors en relation hyperbolique.

Ce concept s'adapte partiellement au cotonnier. D'un côté nous avons identifié au sein de la capsule une chronologie de phases sensibles (ou de dimensionnement) des composantes. D'un autre côté, le cotonnier est une plante à floraison indéterminée : les puits reproducteurs ne peuvent pas être décrits comme une seule demande qui se manifeste à la fin du cycle. Le modèle ne s'adapte donc qu'à l'échelle de la capsule.

La **figure 3.3** présente la mise en relation des composantes successives pour les deux environnements (phytotron et champ). Les résultats sont à prendre à titre indicatif. Le nombre de points par environnement n'est pas suffisant pour situer précisément les courbes enveloppes et pour déterminer les valeurs des maxima observés dans les conditions expérimentales et les limites de compétition. Nous avons utilisé des droites simples afin de borner sommairement les limites génétiques et des environnements. Les valeurs obtenues sont données dans le **tableau 3.1**.

Au phytotron, certaines capsules présentent un nombre de graines très faible particulièrement pour le témoin. La variation du nombre de graines par capsule est moins importante au champ. Il est possible que les conditions de forte humidité au phytotron aient pu induire des défauts de fécondation, indépendamment de la disponibilité en ressources. De fort taux d'humidité peuvent perturber le développement des anthères et la dispersion des graines de pollen (Stewart, 1986).

La limite de compétition de la masse de coton-graine par graine s'observe pour un nombre de graines relativement peu élevé (environ 22 – 23 graines) ce qui indique que la compétition doit être forte entre graines au sein de la capsule.

Le rapport fibres – graine présente une limite de compétition (indiquée vers 0,19 g) proche du maximum de masse de coton-graine par graine obtenu (0,22 g). Dans les conditions rencontrées, la répartition entre graine et fibres est peu affectée par la masse de coton-graine par graine.

Il est très intéressant d'observer l'existence de mêmes maxima et seuils de compétition entre environnements et entre traitements. Les résultats tirés de cette analyse indiquent l'existence de relations de compétitions entre composantes. Toutefois ces relations graphiques ne peuvent fournir de mesure quantitative sur le plan trophique.

III-2-2- Généralisation de l'utilisation d'un indice de compétition

Le calcul d'un indice de compétition apparente (ICA : rapport entre la charge en capsule et le taux de croissance de la plante) constitue une bonne référence pour valider la régulation trophique de l'ajustement des puits et des taux de développement.

Ce n'est ni la charge absolue en capsule ou les taux d'assimilation seuls, mais leur rapport qui caractérise le niveau de compétition.

Les limitations de cette approche dans notre étude résident dans la non considération 1) d'un ajustement graduel des puits (non abortif) et 2) de la différence de force de puits des capsules en fonction de leur stade de développement. Les modèles utilisant un indice de compétition à l'échelle de la plante ont besoin de prendre en compte ces considérations pour prédire l'ajustement des puits.

L'importance du nombre de graines par capsule dans la détermination de la force de puits implique que le mode de calcul de l'indice devrait être modifié : c'est le nombre de graines en remplissage et non le nombre de capsules à l'échelle de la plante qui devrait être pris en compte.

Les possibilités d'utiliser systématiquement un indice de compétition comme référence dans l'analyse et la prédiction du comportement d'un puits dans des systèmes de plantes plus complexes méritent des études supplémentaires (intégrant l'apparition successive de plusieurs séries d'organes fructifères, la compétition inter – plante, ou encore l'utilisation de plusieurs rapports calculés pour différentes parties du couvert en accord aux limitations physiques de transfert des hydrates de carbone).

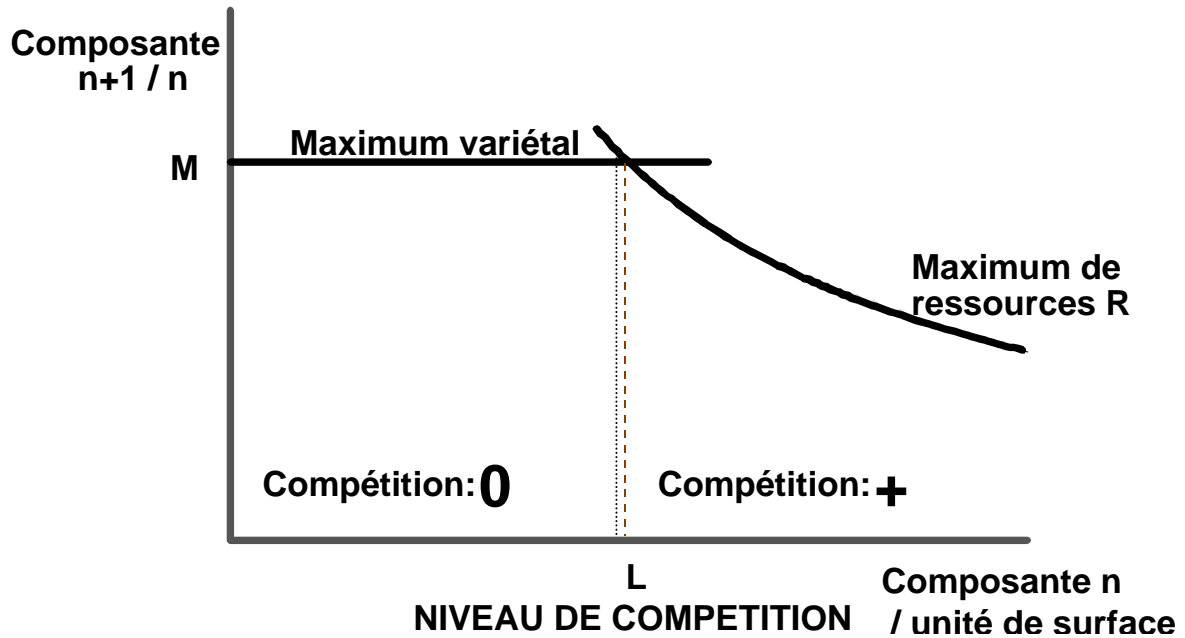


Figure 3.2 : Modèle de compétition pour une analyse des composantes du rendement (Fleury, 1994 ; Wey, 1998)

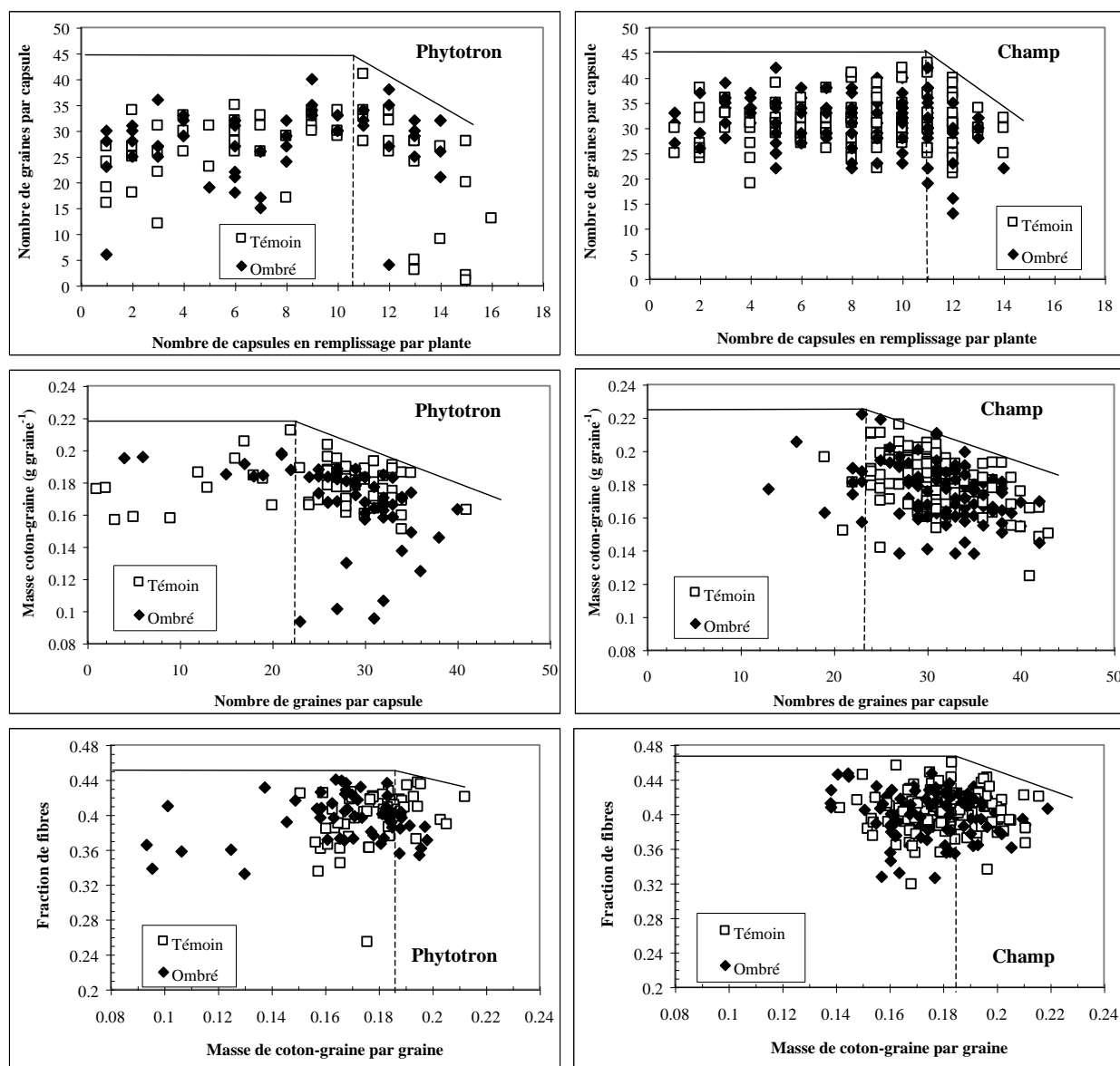


Figure 3.3 : Mise en relation des composantes du rendement en fibres au phytotron et au champ

Tableau 3.1 : Maxima variétaux et limites de compétition des composantes successives pour les deux environnements

Composantes	Maximum	Champ	Limite de compétition	
	Phytotron		Phytotron	Champ
Nombre de capsules	16	14	11	11
Nombre de graines par capsule	41	42	22	23
Masse de coton-graine par grain	0.21	0.22	0.19	0.19
Rapport fibres – grain	0.44	0.46		

III-2-3- Modélisation : synthèse des connaissances

Parmi les objectifs de l'étude, certains visaient à remplir des lacunes des modèles de simulation concernant la répartition des assimilats entre et au sein des organes reproducteurs et les aspects trophique de l'élaboration du rendement et de la qualité des fibres. Des mécanismes ont été mis en évidence qui concernent :

1) la répartition des assimilats au sein de la plante et de la capsule

Une restriction en assimilats durant le développement reproducteur n'induit pas de différences de répartition entre parties végétative et reproductrice, ni entre organes reproducteurs. La réduction se réalise de manière proportionnelle dans tous les puits. La demande d'un organe reproducteur est fonction de son stade (âge) et de son nombre de graines. Cette demande constitue la force de puits de l'organe et détermine la répartition entre organes en présence (le nombre de graines explique 72% de la variabilité de la proportion d'assimilats reçue par une capsule). Au sein de la capsule la répartition aux carpelles peut être réduite en faveur de la croissance du coton-graine, en cas de restriction en ressource carbonée.

2) la chronologie de mise en place des composantes du rendement

Les phases de sensibilité des composantes du rendement en fibres à l'échelle de l'organe reproducteur ont été mises en évidence en terme de chronologie de formation. Le nombre de graines est sensible à une réduction en assimilats entre 0 et 40°Cj_{aa}. Toutefois l'effet de la restriction en assimilats sur cette composante peut être masqué par des effets indirects. La masse de coton-graine par graine et la répartition entre graine et fibres sont sensibles à la suite de la composante nombre de graines (vers 70°Cj_{aa}) jusqu'au stade limite d'avortement (SLA, délimité ici vers 180°Cj_{aa}).

L'ensemble de ces deux phases de sensibilité délimite la phases de formation des composantes de la capsule qui conditionne donc sa demande et son niveau de potentiel de remplissage.

3) Le remplissage (masse sèche et qualité)

Le remplissage des structures en masse sèche et de fibres en cellulose est fonction de la taille des structures mise en place précédemment, mais également de la durée de ce remplissage. Il est mis en évidence l'importance de prendre en considération la durée de développement de la capsule, qui était jusque là non prise en compte dans la modélisation en terme de régulation trophique (uniquement fonction de la température).

Pour les fibres, le remplissage est donc fonction de la taille potentielle de ce compartiment, qui peut être exprimée par une longueur totale de fibres à remplir. Cette longueur n'apparaît pas être sous déterminisme trophique, mais doit être sous influence d'autres facteurs jouant sur le potentiel d'élongation : sur la turgescence qui est liée au statut hydrique de la plante. Le rôle du potassium a été mis aussi en évidence dans la création d'un faible potentiel hydrique (Dhindsa *et al.*, 1975).

Notre étude a pu mettre en évidence des mécanismes d'ajustement des puits aux ressources disponibles, mais pour connaître leur importance relative il sera nécessaire de valider les résultats dans le cadre d'expérimentations en condition de culture courante de production au champ. Il sera possible dans ce cadre d'utiliser directement le modèle COTONS et ainsi de comparer les résultats et de compléter le modèle.

Certains points restent toutefois à approfondir :

1) Précision de la chronologie d'élaboration de la qualité

Une datation précise des périodes de mise en place des paramètres de longueur et de maturité au cours du développement de la capsule est nécessaire, qui implique de :

- trouver des indicateurs simples du début et de la fin des phases d'acquisition de la longueur et de la maturité. Le début de la phase d'épaississement pourrait être caractérisé par analyses d'image, ou par des méthodes chimiques ou physiques.
- déterminer les périodes de chevauchement entre la phase d'élongation et celle d'épaississement de la fibre.
- vérifier le synchronisme de développement des fibres au sein d'une capsule.

Il a pu être montré par Judais (1997) pour l'élongation, que la vitesse et l'arrêt étaient variables en fonction de la position de la capsule dans la plante. Les variations observées entre deux groupes de position au sein de la plante (6 à 12 et 13 à 17, en première position des branches fructifères) ont pour origine des cinétiques d'élongation de fibres différentes : une vitesse d'élongation plus faible, une date d'arrêt plus précoce. Des indicateurs ont été recherchés. L'élongation de la fibre a été mise en relation avec celle de la graine, pour une position donnée. Dans une première période (21 jours après anthèse), fibres et graines s'allongent à un même rythme : il existe une relation linéaire pendant cette phase de développement de la capsule ($R^2 > 0.85$). L'allongement de la graine se termine vers 24 jours après anthèse. Par contre, la date d'arrêt d'élongation de la fibre est beaucoup plus variable.

2) Déterminisme du nombre de graines

Les facteurs intervenant sur la variabilité du nombre de graines doivent être précisés.

En premier lieu, il faudra tester l'existence d'un seuil génétique du nombre de graines, et si oui, montrer si ce seuil est différent selon la position de la capsule (le long de la tige principale et des branches fructifères). Ou sinon, si l'effet position est lié aux variables environnementales.

Le nombre de « motes » (ovules non fécondés ou graines avortées) a été relié aux conditions climatiques. Une forte fréquence de « motes » par capsule a été reliée à des conditions en contrainte hydrique (Saranga *et al.*, 1998) et à de fortes températures (Bradow & Davidonis, 2000). Egalement, de fortes températures et taux d'humidité le jour de l'anthèse peuvent affecter la dispersion du pollen et l'efficacité de la fécondation (Stewart, 1986).

En regard de l'effet de l'ombrage sur le nombre de graines (figure 2.14a), on peut se demander pourquoi le nombre de graines a été sensible au changement d'éclairement et pas aux conditions prolongées de ressources réduites sous ombrage.

3) Déterminisme de l'ouverture de la capsule

Pour Sassenrath-Cole & Hedin, (1996) le contrôle du développement des carpelles ne serait pas dépendant de la température, et la déhiscence des carpelles ne constituerait pas une indication exacte de la maturité du fruit. Mais ils n'excluent pas qu'un certain contrôle du développement du fruit soit sous influence du développement des graines et de leur viabilité. La question reste ouverte : est-ce l'ouverture de la capsule qui arrête le développement du coton-graine, ou est-ce ce dernier qui déclenche l'ouverture ?

Chez le cotonnier, il a été observé qu'une forte augmentation de la matière sèche de coton-graine associée avec une rapide chute de la teneur en eau intervenait après 200 degrés-jours (base 12°C, Crozat *et al.*, 1999). Les capsules présentant un arrêt d'accumulation de masse plus précoce (dans cette expérimentation situées en troisième position de la branche fructifère) présentaient une masse finale plus faible de coton-graine. Cet arrêt plus précoce de croissance coïncidait avec une chute plus précoce de la teneur en eau de la capsule.

Chez le soja l'arrêt d'accumulation de la matière sèche des graines serait contrôlé par l'environnement physiologique de la graine (Egli, 1990). L'accumulation de masse pourrait se poursuivre tant que l'absorption d'eau aurait lieu et permettrait l'expansion cellulaire. En absence d'absorption d'eau, la poursuite de l'accumulation de la matière sèche induirait la dessiccation par déplacement de l'eau par la matière et réduction de la teneur en eau des

tissus. Egli (1990) suggère également que la disponibilité en assimilats aurait son importance dans la régulation de l'absorption en eau et de l'expansion cellulaire de la graine.

4)Aspects génétiques

La qualité de la fibre de coton est en premier lieu déterminée par des caractéristiques génétiques. Les méthodes classiques d'amélioration variétale ont permis une augmentation de la qualité des fibres. Récemment, il y a eut une expansion importante des informations et outils moléculaires reliés au développement de la fibre. (Benedict *et al.*, 1999)

Dans un objectif de modélisation et de prévision agronomique, il sera utile d'étudier les différences variétales de sensibilité ou de réponse à la compétition interne. Il est possible, grâce au schéma de décomposition du rendement, de délimiter les maxima variétaux et limites de compétition des composantes du rendement en fibres pour la variété DES 119 (Tableau 3.1).

Enfin, soulignons l'importance des interactions entre facteurs génétiques et environnementaux. Ce sont la croissance et le développement de la fibre qui détermineront sa qualité. Ainsi, c'est l'état de croissance de la plante qui permettra ou non la réalisation d'une bonne qualité.

Références bibliographiques

- Abdurakhmanova, Z. N., Abdullaev, A., Dzhumaev, B. B., and Gorenkova, L. G.** (1995). Photosynthesis and activity of carboxylating enzymes in cotton plant leaves located at various levels on the stem. *Russian Journal of Plant Physiology* **42**, 176-179.
- Ashley, D. A.** (1972). ^{14}C -labelled photosynthate translocation and utilization in cotton plants. *Crop Science* **12**, 69-74.
- Attims, Y.** (1969). Etude de la morphogénèse dans le genre *Gossypium* L. (Malvacées). *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* **10**, 95-116.
- Baker, D. N., Bruce, R. R., and McKinion, J. M.** (1973). An anlysis of the relation between photosynthetic efficiency and yield in cotton. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 110-114.
- Baker, D. N., Lambert, J. R., and McKinion, J. M.** (1983). GOSSYM : A simulator of cotton crop growth and yield. *Technical Bulletin S. C. Agricultural Experiment Station* **1089**, 1-134.
- Benedict, C. R., Smith, R. H., and Kohel, R. J.** (1973). Incorporation of ^{14}C photosynthate into developing cotton bolls, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Science* **13**, 88-91.
- Benedict, C. R., and Kohel, R. J.** (1975). Export of ^{14}C -assimilates in cotton leaves. *Crop Science* **15**, 367-372.
- Benedict, C. R., Kohel, R. J., and Schubert, A. M.** (1976). Transport of ^{14}C -assimilates to cottonseed : Integrity of funiculus during seed filling stage. *Crop Science* **16**, 23-27.
- Benedict, C. R., Schubert, A. M., and Kohel, R. J.** (1980). Carbon metabolism in developing cottonseed : Sink demand and the distribution of assimilates. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 346-351.
- Benedict, C. R., Kohel, R. J., and Lewis, H. L.** (1999). Cotton fiber quality. In "Cotton : Origin, history, technology and production" (C. W. Smith and J. T. Cothren, eds.), pp. 269-288, Texas A and M University.
- Berlin, J. D.** (1986). The outer epidermis of the cottonseed. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 311-324. The Cotton Foundation, Memphis.
- Bottner, P., and Warembourg, F. R.** (1976). Method for simultaneous measurement of total and radioactive carbon in soils, soil extracts and plant materials. *Plant and soil* **45**, 273-277.
- Bradow, J. M., Hinojosa, O., Wartelle, L. H., and Davidonis, G.** (1996). Applications of AFIS fineness and maturity module and X-Ray fluorescence spectroscopy in fiber maturity evaluation. *Textile Research Journal* **66**, 545-554.
- Bradow, J. M., Bauer, P. J., Hinojosa, O., and Sassenrath-Cole, G.** (1997). Quantitation of cotton fibre-quality variations arising from boll and plant growth environments. *Eur. J. Agron.* **6**, 191-204.
- Bradow, J. M., and Davidonis, G. H.** (2000). Quantitation of fiber quality and the cotton production-processing interface : a physiologist's perspective. *J. Cotton Sci.* **4**, 34-64.
- Bridge, R. R.** (1986). Registration of 'DES 119' cotton. *Crop Sci.* **26**, 646-647.
- Clouvel, P., Chanselme, J. L., Cretenet, M., and Jallas, E.** (1997). Analysis of the variability of fiber quality. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1415-1417.
- Clouvel, P., Goze, E., Sequeira, R., Dusserre, J., and Cretenet, M.** (1998). Variability of cotton fiber quality. *Proc. World Cotton Research Conf.*, 963-966.
- Cognée, M.** (1975). Variations de l'état physiologique et hormonal des fruits du cotonnier et leurs relations avec le déclenchement ultérieur de l'abscission. Thèse de Doctorat. Université Paris VI.
- Constable, G. A., and Rawson, H. M.** (1980). Carbon production and utilization in cotton : Inferences from a carbon budget. *Aust. J. Plant Physiol.* **7**, 539-553.

Constable G. A., and Hearn, A. B. (1981). Irrigation for crops in a sub-humid environment. VI. Effect of irrigation and nitrogen fertilizer on growth, yield and quality of cotton. *Irrig. Sci.* **3**, 17-28.

Constable, G. A., and Rawson, H. M. (1982). Distribution of ^{14}C label from cotton leaves : Consequences of changed water and nitrogen status. *Aust. J. Plant. Physiol.* **9**, 735-747.

Constable, G. A. (1986). Growth and light receipt by mainstem cotton leaves in relation to plant density in the field. *Agricultural and Forest Meteorology* **37**, 279-292.

Constable, G. A. (1991). Mapping the production and survival of fruit on field-grown cotton. *Agron. J.* **83**, 374-378.

Cosico, V. B., and Abrina, Y. L. (1992). Effects of light reduction on the performance of cotton. *Cotton Res. J.* **V**, 53-65.

Crozat, Y. (1995). Le suivi de la structure du cotonnier : un outil pour mieux comprendre la formation du rendement. In "Journées Coton du CIRAD-CA", Montpellier.

Crozat, Y., Judais, V., and Kasemsap, P. (1997). Survival of cotton fruiting forms after a temporary light reduction as affected by fruit age and plant structure. *Proc. Beltwide Cotton Conf*, 1432-1435.

Crozat, Y., Judais, V., and Kasemsap, P. (1999). Age-related abscission patterns of cotton fruiting forms : timing of the end of abscission susceptibility in relation to water content and growth of the boll. *Field Crops Res.* **64**, 261-272.

Davidonis, G. H., Johnson, A., Landivar, J., and Hinojosa, O. (1996). Influence of low-weight seeds and mites on the fiber properties of other cotton seeds. *Field Crops Res.* **48**, 141-153.

Davidonis, G. H., Johnson, A., and Landivar, J. A. (2000). Cotton mote frequency under rainfed and irrigated conditions. *J. Cotton Sci.* **4**, 1-9.

Delanghe, E., Kosmidou-Dimitropoulos, S. and Waterkeyn, L. (1978). Effect of hormones on nucleolar growth and vacuolation in elongating cotton fibers. *Planta.* **140**, 269-273.

Delanghe, E. (1986). Lint development. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 325-349. The Cotton Foundation, Memphis.

Dhindsa, R. S., Beasley, C. A., and Ting, I. P. (1975). Osmoregulation in cotton fiber. Accumulation of potassium and malate during growth. *Plant Physiol.* **56**, 394-398.

Eaton, F. M., and Ergle, D. R. (1954). Effects of shade and partial defoliation on carbohydrate levels and the growth, fruiting and fiber properties of cotton plants. *Plant Physiol.* **29**, 39-49.

Egli, D. B. (1988). Alterations in plant growth and dry matter distribution in soybean. *Agron. J.* **80**, 86-90

Egli, D. B. (1990). Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *J. Exp. Bot.* **41**, 243-248.

Egli, D. B. (1997). Cultivar maturity and response of soybean to shade stress during seed filling. *Field Crops Res.* **52**, 1-8.

Ehlig, C. F., and LeMert, R. D. (1973). Effects of fruit load, temperature, and relative humidity on boll retention of cotton. *Crop Sci.* **13**, 168-171.

Elmore, C. D., and Leffler, H. R. (1976). Development of cotton fruit. III : Amino acid accumulation in protein and nonprotein nitrogen fractions of cottonseed. *Crop Sci.* **16**, 867-871.

Fleury (1994). La notion de plante modèle. in (Combe, L., and Picard, D.). "Elaboration du rendement des principales cultures annuelles," INRA Editions/Ed., Paris.

Fok, M., and Raymond, G. (1999). Relancer le rôle économique de la production cotonnière dans un marché défavorable : Quel appui de la recherche ?. *Agriculture et développement*. **22**, 4-17.

Gifford, R. M., and Evans, L. T. (1981). Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **32**, 485-509.

Gipson, J. R., and Joham, H. E. (1968). Influence of night temperature on growth and development of Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). II. Fiber properties. *Agron. J.* **60**, 296-298.

Gipson, J. R., and Joham, H. E. (1969). Influence of night temperature on growth and development of cotton. III : Fiber elongation. *Crop Sci.* **9**, 127-129.

Gipson, J. R., and Ray, L. L. (1969). Fiber elongation rates in five varieties of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) as influenced by night temperature. *Crop Sci.* **9**, 339-341.

Gipson, J. R., and Ray, L. L. (1974). Response of early maturing strains to temperature stress. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 36-38.

Gould, J. H., and Dugger, W. M. (1986). Events surrounding fiber initiation in *G. hirsutum*, var. Acala SJ-2. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 81-82.

Gourlot, J.-P., et al., (1999). Recherche et développement en technologie : mesurer et améliorer la qualité des produits du cotonnier, créer de nouveaux débouchés. *Agriculture et développement* **22**, 90-112.

Goynes, W. R., Ingber, B. F., and Thibodeaux, D. P. (1995a). Introductory study of structures of cotton motes and mote fibers. *Textile Res. J.* **65**, 219-225.

Goynes, W. R., Ingber, B. F., and Triplett, B. A. (1995b). Cotton fiber secondary wall development - Time versus thickness. *Textile Res. J.* **65**, 400-408.

Graves, D. A., and Stewart, J. M. (1988). Chronology of the differentiation of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fiber cells. *Planta* **175**, 254-258.

Guinn, G. (1974). Abscission of cotton floral buds and bolls as influenced by factors affecting photosynthesis and respiration. *Crop Sci.* **14**, 291-293.

Guinn, G. (1986). Hormonal relations during reproduction. In "Cotton physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 113-136. The Cotton Foundation, Memphis.

Guinn, G. (1998). Causes of square and boll shedding. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, pp. 1355-1364. Nat. Cotton Council Am., San Diego.

Gutierrez, A. P., Falcon, L. A., Loew, W., Leipzig, P. A., and Van Den Bosch, R. (1975). An analysis of cotton production in California : A model for Acala cotton and the effects of defoliators on its yields. *Environ. Entomol.* **4**, 125-136.

Haigler, C. H., Rao, N. R., Roberts, E. M., Huang, J.-Y., Upchurch, D. R., and Trolinder, N. L. (1991). Cultured ovules as models for cotton fiber development under low temperatures. *Plant Physiol.* **95**, 88-96.

Hearn, A. B. (1976). Response of cotton to nitrogen and water in a tropical environment. III. Fiber quality. *J. agric. Sci.* **86**, 257-269.

Hearn, A. B., and Constable, G. A. (1984). Cotton. In "The physiology of tropical crops" (P. R. Goldsworthy and M. N. Fisher, eds.), pp. 495-527, New-York.

Hearn, A. B. (1994). OZCOT : A simulation model for cotton crop management. *Agric. Syst.* **44**, 257-259.

Hedin, P. A., McCarty, J. C., and Jenkins, J. N. (1997). Caloric analyses of the distribution of energy in ripened cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *J. Agric. Food Chem.* **45**, 3258-3261.

Heitholt, J. J. (1997). Floral bud removal from specific fruiting positions in cotton : Yield and fiber quality. *Crop Sci.*, 826-832.

Hendrix, D. L. (1990). Carbohydrates and carbohydrate enzymes in developing cotton ovules. *Physiol. Plant.* **78**, 85-92.

- Hesketh, J. D., and Low, A.** (1968). Effect of temperature on components of yield and fibre quality of cotton varieties of diverse origin. *Cotton Growing Review* **45**, 243-257.
- Hesketh, J. D., Baker, D. N., and Duncan, W. G.** (1972). Simulation of growth and yield in cotton : II. Environmental control of morphogenesis. *Crop Sci.* **12**, 436-439.
- Holman, E. M., and Oosterhuis, D. M.** (1999). Cotton photosynthesis and carbon partitioning in response to floral bud loss due to insect damage. *Crop. Sci.* **39**, 1347-1351.
- Hsieh, Y.-L., Honik, E., and Hartzell, M. M.** (1995). A developmental study of single fiber strength : Greenhouse grown SJ-2 Acala cotton. *Textile Res. J.* **65**, 101-112.
- Hsieh, Y.-L.** (1996). The fine structure of developing cotton fibers. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1294-1295.
- Jackson, B. S., and Arkin, G. F.** (1982). Fruit growth in a cotton simulation model. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 61-64.
- Jackson, B. S., Arkin, G. F., and Hearn, A. B.** (1988). The cotton simulation model "COTTAM" : Fruiting model calibration and testing. *Trans. ASAE* **31**, 846-854.
- Jallas, E.** (1998). Improved model-based decision support by modeling cotton variability and using evolutionary algorithms. PhD Dissertation, MSU, Mississippi.
- Jenkins, J. N., McCarty, J. C., and Parrott, W. L.** (1990a). Fruiting efficiency in cotton : Boll size and boll set percentage. *Crop Sci.* **30**, 857-860.
- Jenkins, J. N., McCarty, J. C., and Parrott, W. L.** (1990b). Effectiveness of fruiting sites in cotton : Yield. *Crop Sci.* **30**, 365-369.
- Jeuffroy, M. H.** (1991). Rôle de la vitesse de croissance, de la répartition des assimilats et de la nutrition azotée, dans l'élaboration du nombre de graines du pois protéagineux de printemps (*Pisum sativum* L.), Paris XI, Centre d'Orsay, Paris.
- Jeuffroy, M. H., and Warembourg, F. R.** (1991). Carbon transfert and partitioning between vegetative and reproductive organs in *Pisum sativum* L. *Plant Physiol.* **97**, 440-448.
- Jones, M. A., Wells, R., and Guthrie, D. S.** (1996a). Cotton response to seasonal patterns of flower removal. I : Yield and fiber quality. *Crop Sci.* **36**, 633-638.
- Jones, M. A., Wells, R., and Guthrie, D. S.** (1996b). Cotton response to seasonal patterns of flower removal. II : Growth and dry matter allocation. *Crop Sci.* **36**, 639-645.
- Judais, V.** (1997). Etude des origines de la variabilité de la longueur de fibre de coton au sein du cotonnier. DEA Biologie, diversité, adaptation des plantes cultivées, PARIS VI - PARIS XI - INAPG.
- Kasemsap, P., Crozat, Y., and Satakhun, D.** (1997). Influence of position on relationship between net photosynthesis rate and age of cotton leaf. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1427-1431.
- Kerby, T. A., and Buxton, D. R.** (1976). Fruiting as affected by leaf type and population density. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 67-70.
- Kerby, T. A., Wilson, L.T. and Jackson, S.** (1985). Upper thresholds required for heat unit calculations for cotton growth in the Far West. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 366-368.
- Kerby, T. A., and Ruppenicker, G. F.** (1989). Node and fruiting branch position effects on fiber and seed quality characteristics. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 98-100.
- Kerby, T. A., Keeley, M., and Watson, M.** (1993). Variation in fiber development as affected by source to sink relationships. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1248-1251.
- Kohel, R. J., and Benedict, C. R.** (1984). Year effects on partitioning of dry matter into cotton boll components. *Crop Sci.* **24**, 268-270.
- Koli, S. E., and Morrill, L. G.** (1976). Effects of narrow row, plant population, and nitrogen application on cotton fiber characteristics. *Agron. J.* **68**, 794-797.

Krieg, D. R., and Sung, J. F. M. (1986). Source-sink relations as affected by water stress during boll development. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 73-77. The Cotton Foundation, Memphis.

Leffler, H. R. (1976). Development of cotton fruit. I : Accumulation and distribution of dry matter. *Agron. J.* **68**, 855-857.

Leffler, H. R., and Tubertini, B. S. (1976). Development of cotton fruit. II. Accumulation and distribution of mineral nutrients. *Agron. J.* **68**, 858-861.

Leffler, H. R. (1986). Developmental aspects of planting seed quality. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 465-474. The Cotton Foundation, Memphis.

Liu, J. (1998). Influence of cellulose synthesis and difference of its content on the strength of cotton fiber. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1467-1469.

Lord, E., and Heap, S. A. (1988). The origin and assessment of cotton fibre maturity. *International Institute for Cotton*, 1-39.

Low, A., Hesketh, J., and Muramoto, H. (1969). Some environmental effects on the varietal node number of the first fruiting branch. *Cott. Grow Rev.* **46**, 181-188.

Marani, A., and Amirav, A. (1971). Effects of soil moisture stress on two varieties of upland cotton in Israel. I. The coastal plain region. *Expl. Agric.* **7**, 213-224.

Marani, A. (1979). Growth rate of cotton bolls and their components. *Field Crops Res.* **2**, 169-175.

Matic - Leigh, R., and Cauthen, D. A. (1994). Determining cotton fiber maturity by image analysis. Part I : Direct measurement of cotton fiber characteristics. *Textile Research Journal* **64**, 534-544.

Mauney, J. R. (1966). Floral initiation of upland cotton *Gossypium hirsutum* L. in response to temperatures. *J. Exp. Bot.* **17**, 452-459.

Mauney, J. R., Fry, K. E., and Guinn, G. (1978). Relationship of photosynthetic rate to growth and fruiting of cotton, soybean, sorghum, and sunflower. *Crop Sci.* **18**, 259-263.

Mauney, J. R. (1986). Vegetative growth and development of fruiting sites. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 11-28. The Cotton Foundation, Memphis.

McArthur, J. A., Hesketh, J. D., and Baker, D. N. (1975). Cotton. In "Crop physiology, some case histories" (L. T. Evans, ed.), Vol. 10, pp. 297-325. Cambridge University Press.

McKinion, J. M., Baker, D. N., Whisler, F. D., and Lambert, J. R. (1989). Application of the GOSSYM/COMAX system to cotton crop management. *Agric. Syst.* **31**, 55-65.

McMichael, B. L., Jordan, W. R., and Powell, R. D. (1973). Abcission processes in cotton : Induction by plant water deficit. *Agron. J.* **65**, 202-204.

Meinert, M. C., and Delmer, D. P. (1977). Changes in biochemical composition of the cell wall of the cotton fiber during development. *Plant Physiol.* **59**, 1088-1097.

Minchin, P. E. H., Thorpe, M. R., and Farrar, J. F. (1993). A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. *J. Exp. Bot.* **44**, 947-955.

Moraghan, B. J., Hesketh, J., and Low, A. (1968). Effects of temperature and photoperiod on floral initiation among strains of cotton. *Cott. Grow Rev.* **45**, 91-100.

Murray, A. K. (1996). The use of glycoconjugate analysis to monitor growth and environmental stress in developing cotton fibers. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1255-1257.

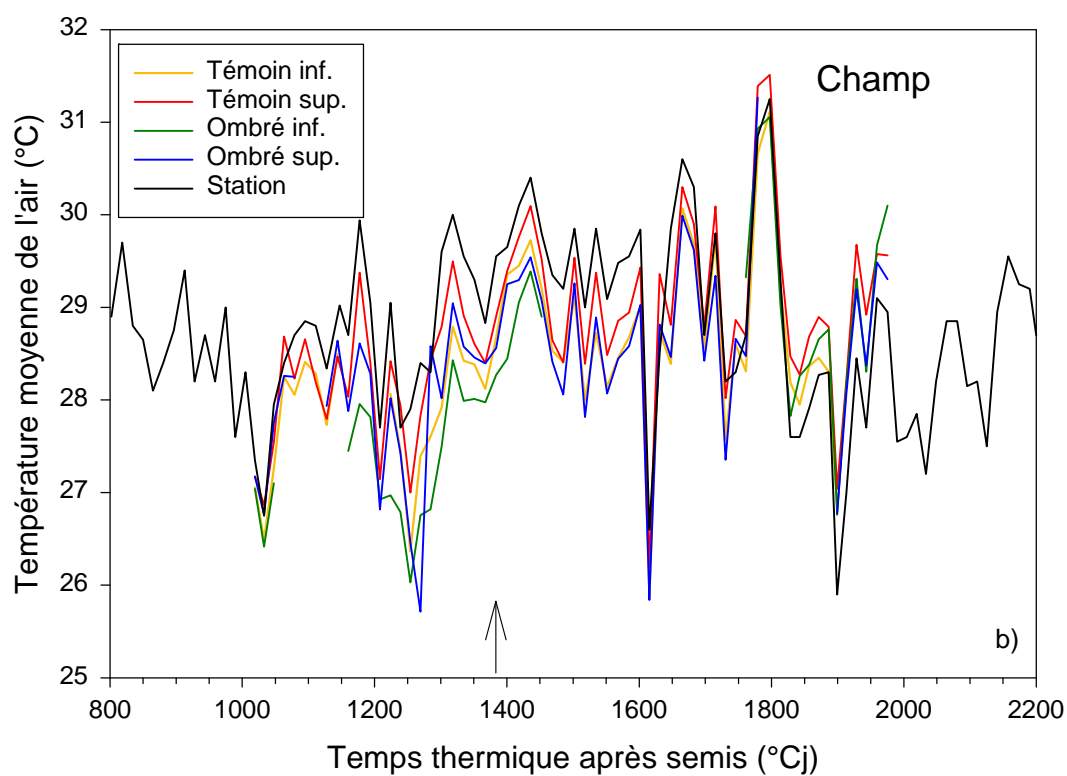
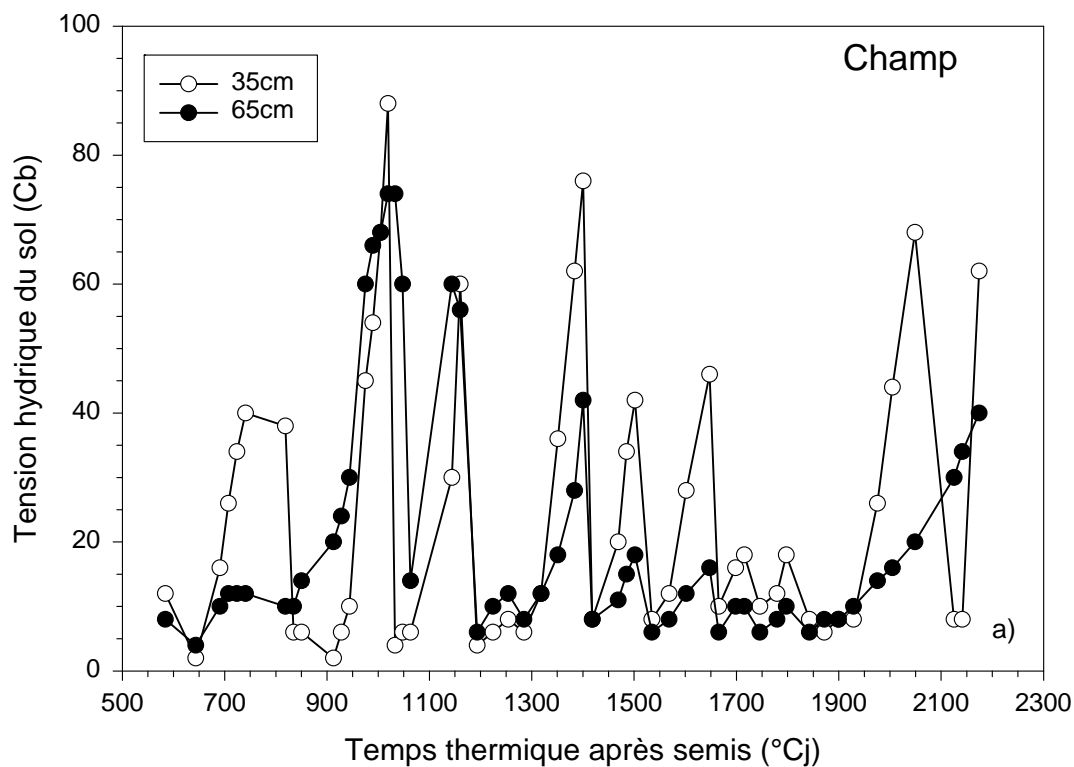
Murray, A. K., and Brown, J. (1996). Glycoconjugate analysis of developing cotton fibers from several varieties grown on the same site. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1205-1207.

Murray, A. K., and Brown, J. (1997). Glycoconjugate profiles of developing fibers from different fruiting branches on the same plant. *Proc. Beltwide Cotton Conf.* **2**, 1496-1499.

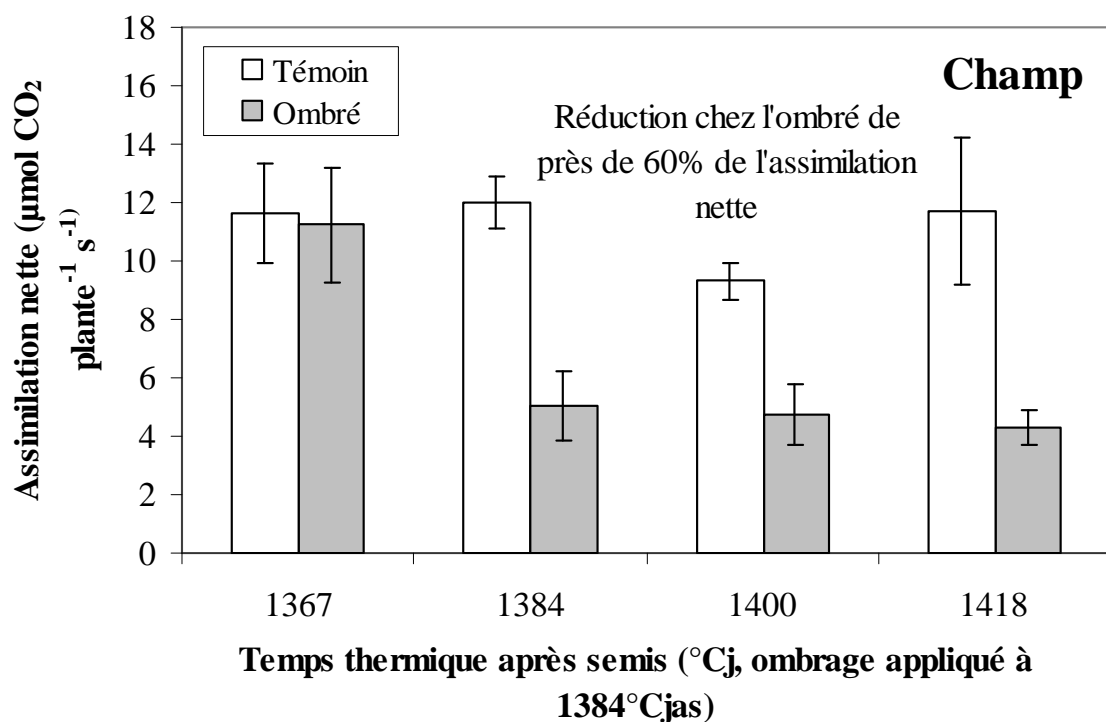
- Mutsaers, H. J. W.** (1976). Growth and assimilate conversion of cotton bolls (*Gossypium hirsutum* L.). I : Growth of fruits and substrate demand. *Ann. Bot.* **40**, 301-315.
- Mutsaers, H. J. W.** (1984). KUTUN : A morphogenetic model for cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Agric. Syst.* **14**, 229-257.
- Naithani, S. C., Rama Rao, N., and Singh, Y. D.** (1982). Physiological and biochemical changes associated with cotton fibre development. *Physiol. Plant.* **54**, 225-229.
- Ney, B., Duthion, C., and Fontaine, E.** (1993). Timing of reproductive abortions in relation to cell division, water content, and growth of Pea seeds. *Crop Sci.* **33**, 267-270.
- Nolte, K. D., Hendrix, D. L., Radin, J. W., and Koch, K. E.** (1995). Sucrose synthase localization during initiation of seed development and trichome differentiation in cotton ovules. *Plant. Physiol.* **109**, 1285-1293.
- Oosterhuis, D. M., and Wulschleger, S. D.** (1988). Cotton leaf area distribution in relation to yield development. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 82-85.
- Oosterhuis, D., Stewart, M., and Guthrie, D.** (1994). Cotton fruit development : The boll. *Cotton Physio. Today* **5**.
- Parry, G.** (1982). "Le cotonnier et ses produits," Maisonneuve et Larose, Paris.
- Patterson, L. L., Buxton, D. R., and Briggs, R. E.** (1978). Fruiting in cotton as affected by controlled boll set. *Crop Sci.* **70**, 118-122.
- Peeters, M.-C., Voets, S., Wijmans, J., and De Langhe, E.** (1988). Pattern of nucleolar growth in differentiating cotton fibres (*Gossypium hirsutum* L.). *Annals of Botany* **62**, 377-382.
- Peeters, M. C., Dillemans, W., and Voets, S.** (1991). Nucleolar activity in differentiating cotton fibres is related to the position of the boll on the plant. *J. Exp. Botany* **42**, 353-357.
- Peoples, T. R., and Matthews, M. A.** (1981). Influence of boll removal on assimilate partitioning in cotton. *Crop Sci.* **21**, 283-286.
- Pettigrew, W. T., Heitholt, J. J., and Meredith, W. R.** (1992). Early season floral bud removal and cotton growth, yield and fiber quality. *Agron. J* **84**, 209-214.
- Pettigrew, W. T.** (1994). Source-to-sink manipulation effects on cotton lint yield and yield components. *Agron. J.* **86**, 731-735.
- Pettigrew, W. T., and Meredith, W. R.** (1994). Leaf gas exchange parameters vary among cotton genotypes. *Crop Sci.* **34**, 700-705.
- Pettigrew, W. T.** (1995). Source-to-sink manipulation effects on cotton fiber quality. *Agron. J.* **87**, 947-952.
- Pettigrew, W. T., Heitholt, J. J., and Meredith, W. R.** (1996a). Genotypic interactions with potassium and nitrogen in cotton of varied maturity. *Agron. J.* **88**, 89-93.
- Pettigrew, W. T.** (1996b). Low light conditions compromise the quality of fiber produced. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1238-1239.
- Pettigrew, W. T.** (1997). Investigations into cotton's photosynthetic decline at cutout. Abstract. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1435.
- Pigeaire, A., Duthion, C., and Turc, O.** (1986). Characterization of the final stage in seed abortion in indeterminate soybean, white lupin and pea. *Agronomie* **6**, 371-378.
- Plaut, Z., Mayoral, M. L., and Reinhold, L.** (1987). Effect of altered sink : Source ratio on photosynthetic metabolism of source leaves. *Plant Physiol.* **85**, 786-791.
- Quisenberry, J. E., McDonald, L. D., and McMichael, B. L.** (1994). Responses of photosynthetic rates to genotypic differences in sink-to-source ratios in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Environmental and Experimental Botany* **34**, 245-252.
- Radin, J. W. and Mauney, J. R.** (1986). The nitrogen stress syndrome. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 91-105. The Cotton Foundation, Memphis.

- Ramey, H.** (1986). Fiber response to stress. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 351-359. The Cotton Foundation, Memphis.
- Ramsay, J. C., and Berlin, J. D.** (1976). Ultrastructure of early stages of cotton fiber differentiation. *Bot. Gaz* **137**, 11-19.
- Reddy, K. R., Hodges, H. F., and Reddy, V. R.** (1992). Temperature effects on cotton fruit retention. *Agron. J.* **84**, 26-30.
- Reddy, K. R., Davidonis, G. H., Johnson, A. S., and Vinyard, B. T.** (1999). Temperature regime and carbon dioxide enrichment alter cotton boll development and fiber properties. *Agron. J.* **91**, 851-858.
- Ruan, Y. L., Chourey, P. S., Delmer, D. P., and Perez-Grau, L.** (1997). The differential expression of sucrose synthase in relation to diverse patterns of carbon partitioning in developing cotton seed. *Plant. Physiol.* **115**, 375-385.
- Ryser, U.** (1992). Ultrastructure of the epidermis of developing cotton seeds : suberin, pits, plasmodesmata, and their implication for assimilate transport into cotton fibers. *American Journal of Botany* **79**, 14-22.
- Sadras, V. O.** (1995). Compensatory growth in cotton after loss of reproductive organs. *Field Crops Res.* **40**, 1-18.
- Sadras, V. O.** (1996). Cotton compensatory growth after loss of reproductive organs as affected by availability of resources and duration of recovery period. *Oecologia* **106**, 432-439.
- Saranga, Y., Sass, N., Tal, Y., and Yucha, R.** (1998). Drought conditions induce mote formation in interspecific cotton hybrids. *Field Crops Res.* **55**, 225-234.
- Sassenrath-Cole, G. F., and Hedin, P. A.** (1996). Cotton fiber development : Growth and energy content of developing cotton fruits. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, pp. 1247-1251.
- Schubert, A. M., Benedict, C. R., Berlin, J. D., and Kohel, R. J.** (1973). Cotton fiber development - Kinetics of cell elongation and secondary wall thickening. *Crop Sci.* **13**, 704-709.
- Schubert, A. M., Benedict, C. R., Gates, C. E., and Kohel, R. J.** (1976). Growth and development of the lint fibers of Pima S-4 cotton. *Crop Sci.* **16**, 539-543.
- Schubert, A. M., Benedict, C.R., and Kohel, R.J.** (1986). Carbohydrate distribution in bolls. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 311-324. The Cotton Foundation, Memphis.
- Sequeira, R. A., Cochran, M., El-Zik, K. M., Stone, N. D., and Makela, M. E.** (1994). Inclusion of plant structure and fiber quality into a distributed delay cotton model to improve management and optimize profit. *Ecological modelling* **71**, 161-186.
- Shimshi, D., and Marani, A.** (1971). Effects of soil moisture stress on two varieties of upland cotton on Israel. II. The northern Negev region. *Expl. Agric.* **7**, 225-239.
- Siband, P., Wey, J., Oliver, R., Letourmy, P., and Manichon, H.** (1999). Analysis of the yield of two groups of tropical maize cultivars. Varietal characteristics, yield potentials, optimum densities. *Agronomie* **19**, 379-394.
- Stewart, J. M.** (1975). Fiber initiation on the cotton ovule (*Gossypium hirsutum*). *Amer. J. Bot.* **62**, 723-730.
- Stewart, J. M.** (1986). Integrated events in the flower and fruit. In "Cotton Physiology" (J. R. Mauney and J. M. Stewart, eds.), pp. 261-301. The Cotton Foundation, Memphis.
- Stewart, J. M., and Kerr, T.** (1974). Relationship between fiber-length increase and seed-volume increase in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Crop Sci.* **14**, 118-120.
- Tiwari, S. C., and Wilkins, T. A.** (1995). Cotton seed trichomes expand via diffuse growing mechanism. *Can. J. Bot.* **73**, 746-757.

- Touma-Touchan, H.** (1977). Etudes biochimiques et ultrastructures des lipides dans la graine du cotonnier. *Journal of Ultrastructure Research* **58**, 271-288.
- Trent, T., Reddy, V. R., and Acock, B.** (1993). The effect of temperature and boll position on boll opening in cotton. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1242-1243.
- Unruh, B. L., Silvertooth, J. C., Steger, A. J. and Norton, E. R.** (1994) Dry matter accumulation by upland and pima cotton. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1334.
- Verhalen, L. M., Mamaghani, R., Morrison, W. C., and McNew, R. W.** (1975). Effect of blooming date on boll retention and fiber properties in cotton. *Crop Sci.* **15**, 47-52.
- Vigil, E. L., Hinojosa, O., and Thibodeaux, D. P.** (1994). Effect of drought stress on cotton fiber quality. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1487.
- Vincke, H. E., DeLanghe, T. F., and Verschraege, L.** (1985). Cotton fibers are uniform in length under natural conditions. In "Cotton fibres : their development and properties", pp. 2-4. Int. Inst. for Cotton, Manchester, UK.
- Wallach, D.** (1978). A simple model of cotton yield development. *Field Crops Res.* **1**, 269-281.
- Wanjura, D. F., and Barker, G. L.** (1985). Cotton lint yield accumulation rate and quality development. *Field Crops Res.* **10**, 205-218.
- Warembourg, F. R., Montange, D., and Bardin, R.** (1982). The simultaneous use of $^{14}\text{CO}_2$ and $^{15}\text{N}_2$ labelling techniques to study the carbon and nitrogen economy of legumes grown under natural conditions. *Physiol. Plant.* **56**, 46-55.
- Warembourg, F. R.** (1995). Isotopic methods in intercropping studies. In "Ecophysiology of tropical intercropping" (H. Sinoquet and P. Cruz, eds.), pp. 213-228.
- Waterkeyn, L.** (1985). Light microscopy of the cotton fibre. In "Cotton fibres : their development and properties", pp. 17-22. Int. Inst. for Cotton, Manchester, UK.
- Wey, J.** (1998). Analyse de la variabilité du rendement du maïs (*Zea mays*) dans l'Ouest du Burkina Faso, INPL, Nancy.
- Wullschleger, S. D., and Oosterhuis, D. M.** (1990). Photosynthetic carbon production and use by developing cotton leaves and bolls. *Crop Sci.* **30**, 1259-1264.
- Wullschleger, S. D., and Oosterhuis, D. M.** (1992). Canopy leaf area development and age-class dynamics in cotton. *Crop Sci.* **32**, 451-456.
- Xie, W., Trolinder, N. L., and Haigler, C. H.** (1993). Cool temperature effects on cotton fiber initiation and elongation clarified using in vitro cultures. *Crop Sci.* **33**, 1258-1264.
- Yfoulis, A., and Fasoulas, A.** (1978). Role of minimum and maximum environmental temperature on maturation period of the cotton boll. *Agron. J.* **70**, 421-425.
- Young, E. F., Taylor, R. M., and Peterson, H. D.** (1980). Day-degree units and time in relation to vegetative development and fruiting for three cultivars of cotton. *Crop Sci.* **20**, 370-374.
- Zhao, D., and Oosterhuis, D.** (1995). Effects of shading and PGR-IV on cotton photosynthesis, boll retention and components of yield. *Arkansas Cotton Research*.
- Zhao, D., and Oosterhuis, D.** (1996). Effect of shade on fiber quality of field-grown cotton. *Arkansas Cotton Research*, 92-95.
- Zhao, D., and Oosterhuis, D.** (1998). Responses of field-grown cotton to shade : an overview. *Proc. Beltwide Cotton Conf.*, 1503-1507.



a) Tension hydrique du sol (Cb) mesurée par tensiomètre à 35 et 65 cm dans le sol
 b) température moyenne (°C) de l'air mesurée à deux niveaux (partie inférieure et supérieure de la plante) dans chaque traitements et donnée par la station
 La flèche marque la date d'application de l'ombrage (1384°Cjas)



Effet de l'ombrage sur l'assimilation nette de plante entière

Sur deux des placettes (une témoin et une ombrée), trois plantes consécutives sur une ligne de semis ont été enfermées dans une enceinte en plastique transparent dotée de deux embouchures permettant l'entrée et la sortie de l'air. Un flux d'air est propulsé à l'intérieur de l'enceinte la maintenant gonflée (débit permettant le renouvellement de l'air trois fois par minute). Des capteurs IRGA sont disposés à l'entrée et à la sortie de l'enceinte afin de mesurer la teneur en CO₂ en différentiel, grâce à l'utilisation en système ouvert du système Li-6200 (LI-COR inc., Lincoln, U.S.A.). Les données sont collectées en série. Une série est constituée de 20 mesures en continue avec une moyenne prise toutes les 10 s. Deux séries sont mesurées par traitement par jour autour du midi solaire.

Annexe III

Composition de la solution nutritive apportée lors de la culture de cotonnier en phytotron :

Solution nutritive : 2ml/l de chaque solution mère

Solutions mères :

- Phosphates : KH_2PO_4 100g/l, K_2HPO_4 50g/l
- Sulfates : $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 75g/l, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 35g/l
- Nitrates : $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 350g/l
- KNO_3 100g/l, NaCl 3g/l
- fer EDTA à 7ppm 60g/l
- Oligo-éléments

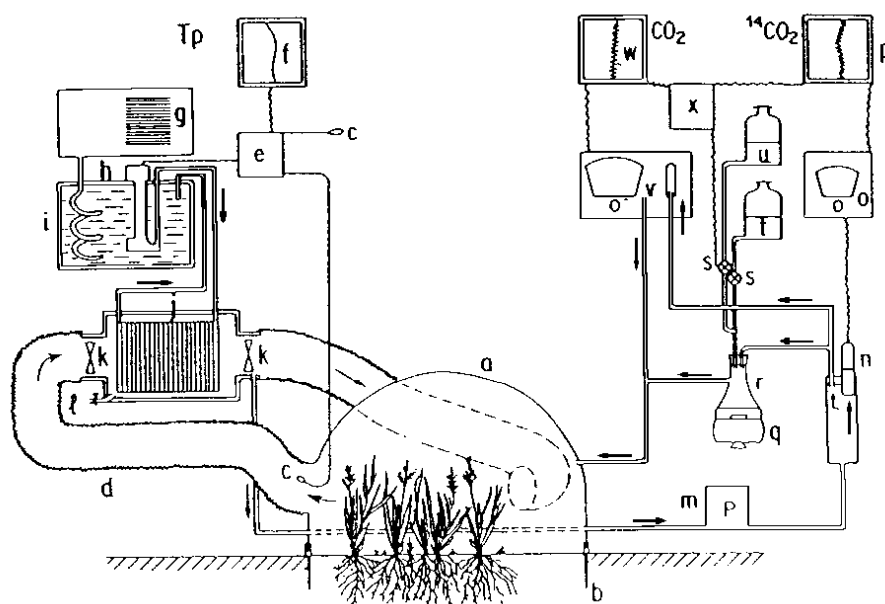
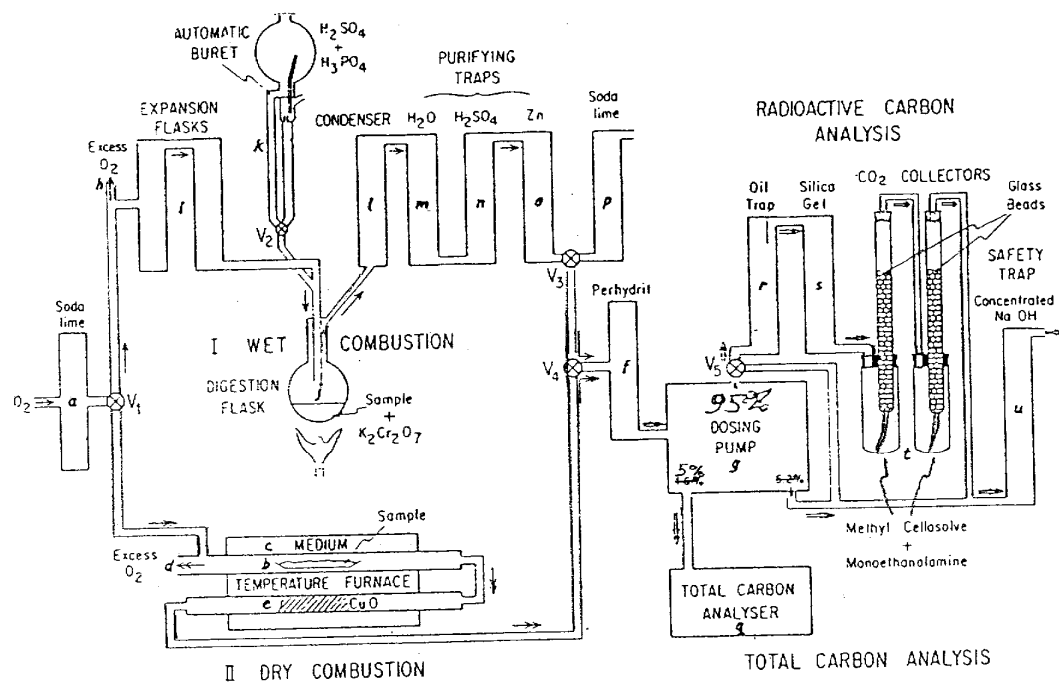


Figure 3. Equipment used for *in situ* labelling of plants with $^{14}\text{CO}_2$. a, Uvex chamber; b, stainless steel cylinder; c, temperature sensors; d, flexible tubing; e, temperature regulator; f, temperature recorder; g, refrigerator compressor; h, water pump; i, cooling bath; j, heat exchanger; k, induction fans; l, outlet for condensed water; m, air pump; n, Geiger-Müller probe; o, Geiger-Müller counter; p, radioactivity recorder; q, magnetic stirrer; r, reaction flask containing acid; s, solenoid valves; t, labelled carbonate; u, unlabelled carbonate; v, infrared CO_2 analyser; w, CO_2 recorder; ac, regulator; Tp, temperature; P, pump.

**Schéma du dispositif de l'expérimentation de marquage
(D'après Warembourg *et al.*, 1982 ; Warembourg, 1995)**

Annexe V



Schematic diagram of the apparatus. a, CO_2 trap; b, combustion boat; c, furnace; d, gas screen; e, catalyst; f, sulphur oxides trap; g, pump; h, gas screen; i, expansion flasks; j, flask containing liquid sample; k, burette; l, condenser; m, chromic fumes trap; n, water trap; o, acid fumes trap; p, CO_2 trap; q, C analyser; r, oil trap; s, water trap; t, bubbling tower; u, CO_2 trap.

Méthode de la combustion sèche mise au point par Bottner & Warembourg, 1976

Annexe VI

Paramètres des modèles

Carpelles : Modèle gaussien modifié

$$y = (A0 + AN) e^{-0,5 |(x-x0)/B|^C}$$

avec : **y** la masse sèche de carpelles, **x** l'âge en °Cjaa, **A** l'asymptote supérieure, **A0** la masse minimale des carpelles, **N** le nombre de graines par capsule, **x0** l'abscisse du maximum de la courbe, **B** la valeur absolue de l'abscisse des 2 points d'inflexion, et **C** un paramètre de dissymétrie.

Niveau / Traitement	Coefficient de corrélacion	A P	B P	C P	x0 P	A0 P
Nœuds 6-8 (ombrage à 180°Cjaa)						
Témoin	0,96	0,03 <0,001	269,0 <0,001	3,5 <0,001	441,7 <0,001	1,31 <0,001
Ombré	0,86	0,03 <0,001	281,4 <0,001	4,3 <0,001	447,9 <0,001	1,26 <0,001
Nœuds 12-14 (ombrage à -35°Cjaa)						
Témoin	0,94	0,03 <0,001	236,3 <0,001	3,5 <0,001	408,9 <0,001	1,68 <0,001
Ombré	0,89	0,02 0,015	307,7 <0,001	4,2 0,002	480,0 <0,001	1,29 <0,001
Nœuds 18-20 (ombrage à -300°Cjaa)						
Témoin	0,96	0,02 0,06	217,9 <0,001	4,7 <0,001	355,5 <0,001	1,82 <0,001
Ombré	0,76	0,02 0,09	259,3 <0,001	4,8 0,11	417,4 <0,001	1,19 0,01

Coton-graine : Modèle logistique

$$y = A / (1 + (x/x0)^B)$$

avec : **y** la masse de coton-graine par graine, **x** l'âge en °Cjaa, **A** l'asymptote supérieure, **x0** l'abscisse du point d'inflexion, et **B** un paramètre lié à la pente au point d'inflexion.

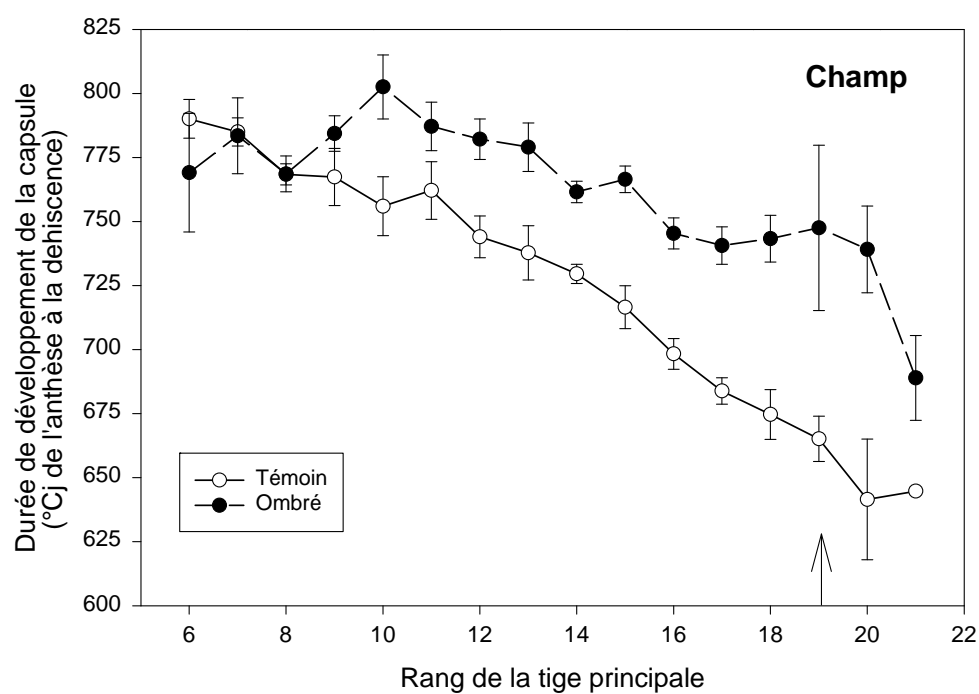
Niveau / Traitement	Coefficient de corrélacion	A (P)	B (P)	x0 (P)
Nœuds 6-8 (ombrage à 180°Cjaa)				
Témoin	0,98	0,47 (0,06)	-1,59 (<0,001)	820,9 (0,09)
Ombré	0,83	0,43 (0,60)	-1,39 (0,10)	954,5 (0,67)
Nœuds 12-14 (ombrage à -35°Cjaa)				
Témoin	0,99	0,24 (<0,001)	-2,40 (<0,001)	337,9 (<0,001)
Ombré	0,98	0,32 (<0,001)	-1,98 (<0,001)	583,1 (<0,001)
Nœuds 18-20 (ombrage à -300°Cjaa)				
Témoin	0,98	0,26 (<0,001)	-1,99 (<0,001)	374,5 (<0,001)
Ombré	0,97	0,28 (0,09)	-2,0 (0,01)	489,6 (0,14)

Fibres : Modèle logistique

$$y = A / (1 + (x/x_0)^B)$$

avec : **y** la masse de fibres par graine, **x** l'âge en °Cjaa, **A** l'asymptote supérieure, **x₀** l'abscisse du point d'inflexion, et **B** un paramètre lié à la pente au point d'inflexion.

Niveau / Traitement	Coefficient corrélation	A (P)	B (P)	x ₀ (P)
Nœuds 6-8 (ombrage à 180°Cjaa)				
Témoin	0,95	0,089 (<0,001)	-2,36 (<0,001)	323,7 (<0,001)
Ombré	0,78	0,070 (0,001)	-2,10 (0,04)	311,2 (0,01)
Nœuds 9-11 (ombrage à 70°Cjaa)				
Témoin	0,97	0,087 (<0,001)	-2,60 (<0,001)	301,0 (<0,001)
Ombré	0,90	0,075 (<0,001)	-2,46 (0,006)	315,4 (<0,001)
Nœuds 12-14 (ombrage à -35°Cjaa)				
Témoin	0,99	0,082 (<0,001)	-2,87 (<0,001)	258,7 (<0,001)
Ombré	0,98	0,092 (<0,001)	-2,33 (<0,001)	374,7 (<0,001)
Nœuds 15-17 (ombrage à -150°Cjaa)				
Témoin	0,99	0,091 (<0,001)	-2,38 (<0,001)	314,2 (<0,001)
Ombré	0,98	0,131 (0,27)	-1,79 (0,07)	572,2 (0,33)
Nœuds 18-20 (ombrage à -300°Cjaa)				
Témoin	0,95	0,086 (<0,001)	-2,17 (0,003)	313,5 (0,002)
Ombré	0,97	0,133 (0,13)	-1,82 (0,005)	587,5 (0,17)



Effets de l'ombrage sur la durée de développement de la capsule en fonction de son rang au champ

La flèche marque le rang à anthèse lors de l'application de l'ombrage

Les barres indiquent les erreurs standards

